

# **ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР**

**ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ  
И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК**

**СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ**

**BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS**

**CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES**

**SÉRIE BIOLOGIQUE**

**№ 2—3**

**ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР**

**Москва ★ 1936**

Напечатано по распоряжению Академии Наук СССР  
Непременный секретарь академик Н. Горбунов

Ответственный редактор — академик-секретарь  
Отделения математических и естественных наук  
академик А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум биологической группы ОМОН:  
Акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер,  
акад. Г. А. Надсон  
Редактор И. Трабский

Л. А. ОРБЕЛИ

## НАУЧНОЕ ТВОРЧЕСТВО И. П. ПАВЛОВА<sup>1</sup>

15-й Международный физиологический конгресс на заключительном заседании в Москве, в августе 1935 г., преподнес Ивану Петровичу Павлову звание „Princeps physiologorum mundi“, звание главы, вождя физиологов всего мира.

Это является свидетельством того, что творческая деятельность Ивана Петровича действительно была настолько велика, настолько замечательна, что ни у кого не оставляла сомнения в исключительной своей значимости, в исключительной ценности.

Всем научным работникам, всем тем, кто посвятил себя или собирается посвятить себя научной работе, следует окинуть взором деятельность Ивана Петровича и попытаться выяснить, на чем основаны те исключительные успехи, которых он достиг, какими принципами руководствовался он в своей жизни и в своей деятельности и что привело его к таким исключительным научным достижениям.

Конечно, было бы большой дерзостью попытаться сейчас же после его кончины в коротком докладе дать полную характеристику самого Ивана Петровича и его творческой деятельности, но все же, на основании 35-летнего знакомства с ним, я позволю себе сделать попытку такой характеристики, опять-таки повторяю, потому что эта характеристика может послужить руководящей нитью для всех молодых начинающих научных работников.

Само собою ясно, что в основе всех успехов Ивана Петровича прежде всего лежали те естественные, природные способности, тот исключительный талант, которым наделила его природа. Но мы знаем сотни примеров, когда люди не умели использовать своего таланта, не умели использовать своих способностей, или хоронили их, или рассеивали их по ветру. Этого нельзя сказать про Ивана Петровича.

<sup>1</sup> Доклад, прочитанный на траурном заседании, посвященном памяти И. П. Павлова, 27 марта 1936 г.



Иван Петрович был не просто физиолог, это не был только физиолог-исследователь. Это был физиолог во всей своей жизни. Это был человек, который весь свой опыт, все свои знания умел направлять на то, чтобы максимально использовать все свои силы, чтобы наилучшим образом использовать данный от природы талант, чтобы все время полностью отдать любимому делу — научной работе. Всем нам памятли слова Ивана Петровича: „Наука требует от человека всей жизни“. И всю свою жизнь И. П. Павлов действительно отдал научной работе.

Вот второе основание для того успеха, который был им достигнут. Но в чем выразилась эта отдача всей своей жизни науке. Она выражалась прежде всего в том, что для И. П. Павлова, насколько я знаю, с самых ранних лет жизни не существовало выбора между профессиями, между занятиями. Одно дело влекло его с юношеских лет, этим делом он был увлечен до последних минут жизни. Для И. П. Павлова не существовало выбора между личными интересами и научным творчеством. Научное творчество всегда брало верх, не было минуты, когда бы он интересы творческой работы поставил ниже личных, частных своих интересов. При всех обстоятельствах и всегда он руководствовался только одной основной целью, одной задачей: наилучшим образом вести свою творческую работу. И он умел это делать, как едва ли кто-либо в мире.

У него была исключительная способность, редкая способность поставить избранную им задачу выше всего остального. И мы знаем, что вся творческая его деятельность характеризуется прежде всего максимальной концентрацией мысли вокруг основного предмета. Каждый данный момент, каждый данный отрезок времени И. П. Павлов хотел думать только об одном деле, и если он хотел думать, он только об одном и думал. Это умение согласовать свои желания, свою волю со своими действиями, это умение направить активно свою мысль в определенное русло, умение держать мысль в этом русле, не позволять ей растекаться,— вот характерные черты творческой работы И. П. Павлова.

Трагедия многих исследователей состоит в том, что в процессе работы возникает масса побочных соображений, побочных мыслей, которые отвлекают от основной линии. У Ивана Петровича таких отвлечений не бывало, все было вогнано в определенные рамки; он умел заставить себя выбрать существенное, откинуть несущественное и на существенном сосредоточить не только свои силы, но и силы всех тех, кто его окружал, а окружало его не мало работников. Он умел подчинять своей воле десятки, а в общей сложности подчинил сотни людей.

Чем он достигал этого подчинения своей воле? Ведь о насилии не могло быть речи. К нему тянулись все. Ему не приходилось звать,



не приходилось искать сотрудников, а наоборот — приходилось защищаться от сотрудников, ограждать себя от слишком большого числа помощников. Значит, была обаятельная сила, которая этих людей заставляла предлагать свою помощь, подчинять свои задания заданиям учителя, подчинять свою волю воле учителя и исполнять то, что было нужно для его исследований, для достижения поставленных им задач.

Существенную роль в этом отношении играл здесь духовный облик И. П., который невольно тянул к нему. Прежде всего играла роль, крайняя простота обращения с людьми, крайняя естественность, отсутствие какой-либо искусственности, способность стать сразу в простые отношения к человеку, который только еще начинает научно мыслить. А мы знаем, что большинство европейских ученых, да и наших тоже, характеризуется тем, что они все время чувствуют свое превосходство над окружающими и не только чувствуют это превосходство, но и показывают его на каждом шагу. У Ивана Петровича была особая черта. Я не думаю, чтобы он не чувствовал своего превосходства над другими; несомненно, он его чувствовал, но он его никогда не показывал. И он мог так же говорить с начинающим студентом, как с академиком; если речь шла об интересующем его предмете, то он мог говорить, несколько не боясь того, что он говорит с профаном, с начинающим, с невеждой. Он вовлекал, интересовывал, поднимал собеседника на такой уровень, чтобы тот его понимал. Эта способность заражать своими мыслями собеседников, способность привлекать их к своим интересам, конечно, была основной причиной того, что люди, попавшие раз в его лабораторию, уже не могли уйти оттуда простыми свидетелями. Мы все помним, как уже с первых лекций Ивана Петровича, с первых слов, которые мы слышали, у аудитории зарождалось не только желание приблизиться к нему, но твердая уверенность в том, что другого выхода нет, что единственная дорога — это идти по его стопам и найти возможность работать под его руководством.

Дальше важно то, что Иван Петрович не тайл своих мыслей. Нельзя привлечь к себе сотрудников, нельзя достигнуть успеха, нельзя сделать большого дела, если человек дрожит над каждой своей мыслью и прячет ее в какие-то потаенные коробочки и боится, чтобы окружающие как-нибудь мысли не подхватили, не украли, не использовали. Это — удел слабых людей, удел нищих, которые боятся, как бы у них не украли. Иван Петрович таким духовным нищим, конечно, не был. Он слишком хорошо чувствовал богатство своей мысли, он слишком хорошо чувствовал силу своей мысли для того, чтобы не прятать свои мысли от кого бы то ни было.

Это умение вслух думать, думать в присутствии окружающих, обсуждать со своими сотрудниками каждую мысль, которая пришла

в голову, естественно, вовлекало в круг его интересов и, мало того, научало всех думать, следить за его мыслью и активно помогать ему.

Большая разница — выполняет ли сотрудник просто техническую работу или стоит в курсе всей работы, понимает научные интересы своего руководителя и активно идет навстречу каждому его желанию.

Вот это сознание своего богатства, эта полная уверенность в том, что „обокрасть“ его нельзя, что нет такой человеческой силы, которая могла бы сравниться с ним, обворовать его и лишить его чего-либо, это — признак истинного величия. Этим величием Иван Петрович обладал в полной мере.

Дальше, всех нас, знавших его и работавших с ним, поражала та черта, которую он сам подчеркнул в последнем своем обращении к молодежи, — это его страстность, это азарт, с которым он работал. Если он говорил, что нужно отдать науке всю жизнь, то это не значило только, что нужно работать на протяжении всей жизни, это значило, что в каждый данный момент все силы человека должны быть направлены на научную работу, и это у него так и было. Мы все знаем и все помним тот исключительный жар, с которым он высказывал свои мысли, производил свои опыты, тот пыл, с которым спорил по поводу каждого спорного положения. Припомним тот восторг, в который он приходил при достижении каких-либо успехов, и те реплики отчаяния и гнева, которые возникали в тех случаях, если в работе появлялись какие-либо временные неудачи.

И. П. подчеркивал, что нельзя работать, не ошибаясь. Без ошибок, временных неудач не может идти серьезная работа. Только мелкая, кропотливая работа может проходить так, что никаких временных отступлений и затруднений не бывает. Но обычно такая работа оказывается мелкой. Большая работа, охватывающая целую область науки, не может идти без того, чтобы за движением вперед не было некоторых отступлений, отказа от достигнутых положений для того, чтобы найти новые пути для дальнейших исследований.

И вот блеск таланта И. П. сказался в том, что он умел в процессе своей работы строить цепи научных предположений, цепи гипотез. Каждый день жизни И. П. был связан с возникновением, с высказыванием более или менее крупных, более или менее значительных научных гипотез. Это были рабочие гипотезы, которые являлись необходимыми для того, чтобы верно направить работу десятков сотрудников.

Действительно, если мы не создадим себе определенной установки, не обозначим определенных этапов, мы не сумеем разрешить поставленную задачу. Надо заставить сотрудников непрерывно собирать материал в определенном направлении, иначе можно скоро притти в тупик. Каждый новый факт, каждое отдельное наблюдение заставляло



И. П. проверять правильность высказанных предположений и гипотез и так или иначе их перестраивать.

И вот подвижность мысли, та легкость, с которой И. П. строил повседневно мелкие, частные рабочие гипотезы, легкость, с которой он от этих частных гипотез отказывался, как только в них пропадала надобность, как только они оказывались несоответствующими фактическому материалу, — эта гибкость мысли и является одной из исключительных черт творческой деятельности И. П. Она свидетельствует о том, что это был исследователь, абсолютно свободный от догматизма. Мы знаем на протяжении творческой деятельности И. П. несколько моментов, когда ему пришлось сделать довольно крупный перелом, сдвиг в некоторых существенных пунктах своей работы.

Мы знаем, что были минуты, когда И. П. достигал, казалось, полного завершения определенного цикла работ, когда, казалось, все исчерпано, дальше некуда идти. Вдруг отдельный частный факт врывается в систему и нарушает ее. И. П. несколько часов или дней ходит озабоченный, затем вдруг у него возникает новое предположение, новое объяснение, а отсюда возникает новый ряд исследований, новый цикл работ, которые приводят к новым большим достижениям. Мы знаем, что были моменты, когда И. П. невероятно трудно было отказаться от известных установок, от тех теоретических заключений, которые он сделал на основании предыдущих исследований. Но все-таки мы неоднократно были свидетелями того, как И. П. спокойно, с сознанием важности момента, отказывался от вчерашних установок, раз только они не соответствовали добытым сегодня фактическим данным.

При таких условиях понятно, что И. П. не мог не придавать совершенно особенного значения фактическим находкам. Для него всегда фактические находки были выше теоретических предположений. Это не значит, что он был простым собирателем фактов. Ведь мы хорошо знаем, что он в последнем письме к советской молодежи опять-таки пишет: "...нельзя ограничиться простым протоколированием, нельзя быть просто собирателем голого, пустого материала, это не есть еще научное творчество. Собрание материала должно быть одухотворено определенной идеей, определенной мыслью, определенной теорией. Но там, где теория сталкивается с фактами, она должна уступить дорогу фактам".

Но это налагает на исследователя совершенно исключительную задачу. Можно принести в жертву фактам свои теоретические представления, если имеешь дело с действительными фактами. Если факты только кажущиеся или ошибочные, то грош цена таким фактам. Отсюда вытекала та исключительная требовательность, с которой И. П. относился к процессу собирания и накопления фактического материала. В этом отношении он был совершенно неумолим, неумолим в отношении к себе и неумолим в отношении к сотрудникам. Факты должны были



быть тщательно собраны, тщательно проверены, абсолютно точно зарегистрированы, и всякая неточность в наблюдении, небрежность в протоколировании являлись грехами, за которые виновник должен был понести жестокую кару.

И тут выступала опять-таки новая, очень важная черта И. П. как творца научных достижений, это — чрезвычайно строгое, дисциплинирующее поведение. Он своим примером строгой дисциплинированности, высокого напряжения и полного порядка в работе заражал других и вместе с тем умел с исключительной силой проявлять власть командира, власть начальника. Наряду с той простотой обращения, о которой я говорил с самого начала, у него была способность держать себя в отношении сотрудников так, что все ясно чувствовали, что ничьей воли не должно существовать наряду с его волей, его воля являлась диктующей. Мало того, его требования, его указания, его критика есть истинная критика, и если И. П. бракует материал, то это налагает на работника обязанность считаться с этой критикой, налагает обязанность проверить факты и снова представить их в проверенном виде.

Вот это признание главенства, признание превосходства учителя естественно возникало у каждого, кто с ним сотрудничал, и оно являлось одним из существенных моментов в тех достижениях, которые были сделаны И. П. Тут речь идет не о командовании в буквальном смысле слова; этого нельзя сказать. Не в этом суть и не в том, что рассердится иногда И. П., не в том, что он вскипит, что он накричит, а дело в том, что критика его, его разбор представленного фактического материала всегда был настолько серьезен, настолько обоснован, что не оставлял у сотрудника сомнения в том, что Иван Петрович прав.

Правда, бывали случаи, когда он в этой критике был слишком строг, бывал слишком суров и напрасно заставлял иногда повторять одни и те же опыты десятки раз, прежде чем их принимал, но в этом тоже нет ничего худого. Если факты оказывались такими, что противоречили прежним установкам, конечно их нужно было принять с большой долей критики, с большой осторожностью. И в этом-то и заключалась трудность для И. П. Это касалось крупных переломных моментов его работы.

Припоминаю случай с установлением периодической деятельности пищеварительного канала. После многих лет работы над изучением секреторной деятельности пищеварительных желез И. П. пришел к заключению, что единственный момент, определяющий работу пищеварительных желез, это — прием пищи, поступление пищи в пищеварительный канал. Вдруг врываются факты, говорящие, что иногда при пустом пищеварительном канале, при полном отсутствии пищи наступает периодическая смена покоя и секреции желез. Первое время И. П.

был ошеломлен этим фактом — не мог верить, искал объяснения, нашел объяснение во вмешательстве так называвшегося тогда психического момента, в наступлении секреции под влиянием мысли об еде, представления об еде, пытался все свалить на эту причину. Шла упорная борьба между ним и одним сотрудником, в результате которой И. П. все-таки, лично проверив факты, признал правильность этих фактов и изменил свои теоретические представления, признал, что наряду с секрецией пищеварительной существует секреция периодическая. Отсюда возник новый отдел учения о пищеварительном тракте.

Таких случаев было несколько, и всегда, во всех случаях И. П., уверившись в правильности полученных фактов, отдавал им предпочтение перед гипотезами, отказывался от своей гипотезы, если факты были безупречно правильны.

Еще характерная черта. Я указал вначале, что И. П. умел особенно сильно концентрировать свою мысль над определенной задачей, в результате чего в течение определенных довольно больших периодов времени, тянувшихся иногда годами, все внимание его было сконцентрировано на одной какой-нибудь области, и все сотрудники должны были концентрировать свое внимание на этой же области, — не было разбрасывания, рассеяния мыслей. Но рядом с этим надо отметить замечательную способность, очень редкую и сильно выраженную, — определенные мысли десятками лет держать в подсознательной сфере, чтобы затем вынести их наружу и подвергнуть переработке. И что особенно интересно, это — то, что в самых первых, ранних работах И. П., проведенных им еще в студенческие годы, можно найти зачатки всех тех мыслей, которые потом являлись решающей линией в его работе.

Мы знаем, что, высказывая какие-либо предложения в той или иной работе, И. П. временно закрывал глаза на эти факты, переносил свое внимание на совершенно другую область, но потом, с течением времени эти вопросы выплывали и превращались в основу для новых серий, для новых линий исследования.

Как образец такого периодического возврата к определенным мыслям я приведу его соображения относительно трофической иннервации.

В ранние годы, работая над иннервацией сердца, Иван Петрович обратил свое внимание специально на ту группу нервных волокон, которые вызывают усиление сердечных сокращений. И вот, анализируя это явление, он прежде всего подчеркнул обособленность усиливающих нервов сердца от ускоряющих.

Изучая подробно действие усиливающих нервов, он высказал предположение, тогда еще фактически мало подтвержденное, что усиливающий нерв является не только нервом, увеличивающим силу сокращения сердца, но что в основе действия нужно признать повы-



шение всех жизненных свойств сердечной мышцы, а это можно представить как результат увеличения и улучшения питания сердечной мышцы.

Еще в 1886 г. он высказал мысль, что усиливающий нерв сердца есть по существу трофический нерв. А затем он от этой области исследования отходит.

Дальше мы встречаем серию работ, которые направлены на изучение работы пищеварительных желез. Оценивая процесс работы желез, И. П. не мог не остановиться также на вопросе о том, как железы восстанавливают свой запас материала после проделанной работы. Мы видим выход в свет целой серии исследований, которые касаются регенерации желез после работы. В этой серии работ И. П. отмечает факт участия нервной системы в процессе регенерации, и это толкает его на мысль, что здесь нервной системе принадлежит трофическая роль.

Занимаясь дальше разработкой хирургических приемов для изучения функций пищеварительных желез, И. П. обнаруживает, что во многих случаях у оперированных им животных наступают патологические явления, которые иначе, как влиянием самого оперативного вмешательства, объяснить нельзя.

Опять сопоставляя эти свои наблюдения с теми клиническими данными, о которых ему вероятно рассказывали товарищи по Боткинской клинике, может быть, рассказывал сам Боткин, свидетелем которых, может быть, являлся и сам И. П., он приходит к заключению, что в данном случае речь идет о рефлекторном изменении состояния тех или иных органов, а, может быть, и об изменении питания этих органов.

И вот, начав с 80-х годов делать предположения относительно трофической иннервации, временно оставляя их где-то похороненными, И. П. в 1920 г. вдруг выступает с докладом о трофической иннервации и в совершенно определенной и категорической форме высказывается за существование трофических нервов.

Этот момент интересен во многих отношениях. Во-первых, он интересен как показатель того, что на протяжении многих лет, занимаясь тремя различными областями физиологии и наталкиваясь на отдельные разрозненные факты, И. П. их все сумел собрать вместе и связать в одну стройную теорию трофической иннервации, которую и высказал в конце концов в 1920 г., в докладе в честь проф. Нечаева. Во-вторых, интересен этот момент тем, что он указывает на одну из своеобразных черт И. П., это — умение со своей мыслью идти наперекор общему течению. В вопросе о трофической иннервации И. П. пошел наперекор всем установившимся научным представлениям.

До 50-х годов прошлого столетия трофическая иннервация была



общепризнанной, но общепризнанной без всяких оснований. Только с середины прошлого столетия начались систематические исследования вопроса о трофической иннервации, которые к концу прошлого столетия привели к совершенно определенному взгляду, что никаких трофических нервов признавать нет надобности, что трофические расстройства, с которыми приходится иметь дело в эксперименте, обусловлены тремя моментами: расстройством кровообращения, инфекцией и травмой.

Когда такие представления являлись господствующими, И. П. стал наперекор всем высказываться, что старая точка зрения была правильна, что ее нужно признать. После доклада И. П. как у нас в стране, так и за рубежом в десятках лабораторий ведутся исследования по вопросу о трофической иннервации. И в настоящий момент мы имеем все основания думать, что такая трофическая иннервация существует, что она — действительное явление, действительный факт, причем трофическая иннервация не только оказывается причастной к возникновению отдельных патологических состояний, но, вернее, является обязательным участником всего жизненного процесса на всем его протяжении.

Далее мы наталкиваемся на особо важную сторону таланта И. П. — способность предвидеть явления, умение предсказывать явления за много лет вперед, на основе полученных данных делать не только обобщения и заключения, но и предсказывать те результаты, которые могут получиться в будущем. Мы на каждом шагу наталкиваемся на умение И. П. высказывать такие предположения, которые потом или им самим или другими были оправданы.

К числу наиболее крупных явлений в этом отношении надо отнести конечно его работы в области высшей нервной деятельности.

Мы знаем хорошо, что И. П. на основании многочисленных наблюдений над пищеварительными железами удалось установить тот факт, что пищеварительные железы начинают работать не только при условии непосредственного воздействия пищевых раздражителей, но и при действии их на расстоянии. Иногда запаха пищи, вида ее, шума посуды, стука шагов служителя, который кормит собаку, достаточно для того, чтобы началась секреция пищеварительных желез. В 1901 г. И. П. рассматривал еще эту секрецию как „психическую“ секрецию, как результат ответа пищеварительных желез на определенные психические состояния животного. Он объяснял это влиянием представлений, мыслей, желаний и т. д.

Я хорошо помню, как, будучи студентом 2-го курса, в 1900—1901 гг. я слушал именно такое объяснение этих явлений. 1901 г. явился переломным моментом для И. П., который сделал попытку анализировать это явление. Между 1901 и 1903 гг. и сложилось определенное представление о том, что в данном случае речь может идти о рефлектор-

ном воздействии на слюнные железы, только надо допустить существование особой категории рефлексов, которые он и назвал рефlekсами условными.

Мы знаем, что эти наблюдения, тогда еще очень незначительные и небольшие, являлись подтверждением факта, известного чуть ли не со времен Аристотеля. Мы хорошо знаем, что, когда И. П. стал публиковать первые работы, нашлись суровые критики из малопродуктивных ученых, которые говорили: „Эка важность, что тут нового. Еще со времен Аристотеля знали, что мысль о кислоте может вызвать слюну, а разговор об еде — то же“.

В 1903 г. И. П. выступил на международном конгрессе врачей с очень смелым докладом под названием „Экспериментальная психология и психопатология на животных“. В этом докладе он бросил вызов всему миру, утверждая, что путем наблюдения над деятельностью слюнной железы можно изучать экспериментально не только психологию, но и психопатологию животного.

Этот доклад, основанный на небольшом числе фактических находок, самых еще элементарных, самых примитивных, представлял собой prospect той научной работы, которую развил И. П. во второй половине своей жизни и которой он посвятил последние 30 лет. Мы знаем, что этот prospect оказался не фальшивым. Это не был вексель, данный без основания; это было утверждение, которое полностью оправдалось. Из этого prospecta получилось 30 лет напряженной умственной деятельности самого И. П. и его сотрудников. Этот prospect привел к выпуску двух больших книг: „Двадцатилетний опыт“ — книга, которая обнимает десятки докладов самого И. П. на эту тему, „Лекции по физиологии больших полушарий головного мозга“ — монография, которой охвачен почти весь собранный И. П. и его учениками материал. Мы знаем, что на этом дело не кончается. После выхода этой книги собирались все новые и новые данные.

Мы сейчас стоим перед трудной задачей: свести в систему весь громадный фактический материал, который накоплен И. П. после написания этой книги. Мы знаем, что вызов, брошенный И. П. всему миру, оказался вызовом законным. Мы видим сейчас, что его называют *principes physiologorum mundi* именно за эти работы. 30 лет назад ему такого титула не преподносили, хотя тогда он получил мировую Нобелевскую премию за работы в области физиологии пищеварительных желез.

Доклад И. П. на Конгрессе в Мадриде был блестящим пророчеством, блестящим предсказанием тех путей, по которым должно идти научное исследование, предсказанием исключительно важных достижений. Указанный И. П. путь он прошел сам. Он повел за собой десятки людей.

Как одно из требований к молодым людям, посвятившим себя на-

уке, И. П. подчеркивает последовательность. И вот эта последовательность была у самого И. П. чрезвычайно резко выражена.

Он начал с проспекта: „Экспериментальная психология и психопатология на животных“. В этом проспекте он предлагает заняться работой слюнных желез и пользоваться слюнной железой как критерием психических переживаний и психических состояний животного.

Обратившись к животным, анализируя факты, он приходит к заключению, что тут путать физиологию с психологией не следует, что только путь отказа от психологических трактовок, от психологических соображений, от психологической терминологии может обеспечить успех. И он объявляет суровую борьбу введению психологии в анализ этих явлений. Он становится чистым физиологом и в течение десятков лет изучает эти явления, пользуясь исключительно физиологической терминологией. Но мы знаем, что с 1915—1916 гг. И. П. начинает интересоваться и вопросами психологии, которые его до того времени отталкивали, и они делаются предметом его систематической работы.

И. П. посвятил немало времени чтению как специальных работ, так и крупных обобщающих сочинений по психологии. Мало того, мы знаем, что в этот же период времени И. П. делает попытку от животного, от собаки, в психологию которой никак не проникнешь, перейти к изучению человека, но делает это с исключительной последовательностью.

Мы знаем примеры, когда люди, ознакомившись с учением И. П., пытались сразу же приступить к изложению различных вопросов на тему о коллективной психологии, о применении психологического критерия в различных областях жизни — в педагогике, в физиологии труда и т. д. И. П. были всегда чужды такие попытки, он относился к ним чрезвычайно отрицательно. Но сам он начал уделять известную часть своего времени и своего внимания этим вопросам, стал посещать психиатрическую клинику, заниматься наблюдениями над душевнобольными. С 1915—1916 гг. начались эти регулярные посещения психиатрической больницы, где И. П. по несколько часов проживал у постели душевнобольного и пытался расширить круг тех данных, которые ему давал мозг нормального животного, наблюдениями над теми явлениями, которые дает мозг больного человека. Круг своих лабораторных экспериментов он расширял кругом естественных, природных экспериментов.

В результате, после многих лет регулярного систематического посещения больницы И. П. позволил себе роскошь создания клиники, где более систематически, с привлечением большего круга сотрудников, начал изучать душевнобольных. Сейчас в результате работ И. П., с одной стороны, получилась возможность применения теории условных рефлексов к трактовке ряда неврозов и психопатических состоя-



ний, а, с другой стороны, явилась возможность предсказать определенные явления, характерные для некоторых психопатических состояний. А этим намечается определенный путь для применения лечебных процедур.

В серии этих наблюдений большое значение приобретает работа И. П. по вопросу о сне. На основании своих лабораторных наблюдений и лабораторных экспериментов И. П. построил определенное представление о сне. Мы знаем, что это состояние И. П. сводил к процессу торможения в области коры больших полушарий. Эти свои предположения И. П. перенес и на те сноподобные состояния, которые наблюдаются у душевнобольных. И. П. построил на основании этого очень интересное предположение, что сон кататоников является торможением защитного характера, что, может быть, он направлен природой на то, чтобы оградить собой больной мозг от внешних раздражений и таким образом обеспечить ему максимальный покой, отдых, до известной степени охранять нервную систему.

Параллельно с этим, почти в то же время или вскоре после того, как И. П. высказал свои соображения на одном из международных конгрессов, у клиницистов возникла идея применять при лечении шизофреников большие дозы снотворных, создавать длительный сон с лечебной целью. Оказалось, что применение снотворных на протяжении 8—9 дней дает прекрасные результаты. Сейчас за границей и у нас в Союзе целый ряд опытов в этом направлении, проводимых в клиниках, показывает, что путем создания длительного искусственного сна у кататоников можно добиться того, что они выходят из клиники относительно здоровыми, иногда даже вполне трудоспособными гражданами.

Тут мы видим, что на основе своих лабораторных исследований И. П. действительно подтвердил правильность своей идеи создать экспериментальную психологию и психопатологию. Он нашел путь к тому, чтобы данные лабораторного исследования перенести в клинику, а клиническими наблюдениями пополнить свои лабораторные эксперименты.

Таким образом, наряду с определенной способностью предвидения, И. П. проявляет максимальную последовательность в проверке своих предположений, идет чрезвычайно осторожно, шаг за шагом, после многолетних лабораторных исследований позволяет себе первые клинические наблюдения и с этими клиническими наблюдениями обходится крайне осторожно.

Мы знаем, что первый доклад И. П. на эту тему был очень скромно озаглавлен: „Психиатрия как подсобница физиологии высшей нервной деятельности“. Он не стал указывать пути психиатрии, а наоборот, рассматривал ее как средство для пополнения физиологических знаний. Только после нескольких лет он позволил себе говорить, что

физиология условных рефлексов может явиться пособницей психиатрии.

Эта строгая последовательность являлась одним из моментов, обеспечивших Ивану Петровичу исключительный успех в работе.

В результате всех указанных черт И. П. дал такую ценную продукцию, какую едва ли дал какой-либо другой физиолог в мире. Мы знаем, что целые отделы физиологии являются заново переработанными И. П., везде он оставил такой большой след, что еще нужны десятки лет для того, чтобы этот материал был действительно полностью освоен и полностью использован. Что же касается учения об условных рефлексах — это такая большая глава физиологии, что ее придется вероятно рассматривать как самостоятельную научную дисциплину.

Наряду с этим — поразительное явление: после 55-летней исследовательской деятельности И. П. мы не знаем ни одного факта, который был бы опровергнут, и мы не можем представить себе ни одного факта, который мог бы быть опровергнут. И. П. приходилось отказываться от своих теоретических представлений, он их менял, он их переворачивал, он их заменял новыми, но от фактов ему не пришлось отказываться, потому что факты были всегда безукоризненны.

Давая в своем последнем письме ряд советов нашей молодежи, И. П. не писал пустых слов. Это не были витиеватые фразы, которыми иногда любят угощать молодых людей старые учителя. И. П. очень метко, в нескольких словах охарактеризовал свой собственный жизненный опыт.

Достаточно внимательно прочесть то письмо к молодежи, которое написал И. П., чтобы ясно понять, что И. П. на основании опыта 86-летней жизни и 55-летней творческой деятельности рекомендовал молодым людям именно то, что привело его к большим достижениям: скромность, настойчивость, страстность, последовательность в работе, тщательное соби́рание фактов на основе теории. Вот те черты, которые он рекомендует каждому научному работнику, те черты, которые характеризуют его собственную научную деятельность.

Достаточно вспомнить результаты, которых достиг И. П., достаточно вспомнить ту победу, которую он одержал над всем научным миром, чтобы понять, что путь, пройденный И. П., есть показательный путь, есть путь, по которому следует идти всем, кто хочет достигнуть подлинного научного успеха.

Желательно, чтобы наши научные работники, молодые ученые, те, которые должны составить нашу научную смену, действительно вдумались в слова И. П., вникли в них и сделали бы этот его завет для себя путеводной нитью.

Всем нам, ученикам И. П., предстоит тяжелая, ответственная и вместе с тем счастливая дорога, — дорога продолжать его работу,

сделать все от нас зависящее, чтобы указанные И. П. линия и путь исследований не заглохли. От нас будет зависеть оправдать те надежды, которые питал И. П. в течение своей жизни. Он страстно хотел, чтобы начатый им путь исследований не оборвался, чтобы начатое им дело было действительно доведено до конца.

Конечно, для всякого ясно, что такие люди, как И. П., рождаются раз в столетие. Никто не может претендовать на то, чтобы взять на себя роль И. П. Только сплочение сил всех тех, кому дорог жизненный путь И. П., кому дорога его работа, только единение сил его учеников могут обеспечить успех.

Заканчиваю призывом ко всем товарищам, ко всем ученикам И. П. сплотиться вокруг основной мысли, основной задачи — продолжать, развивать и закончить начатое им дело.

---



Академия Наук — т. Г. М. Кржижановскому  
Копия: НКФ СССР

СНК Союза ССР утверждает следующий порядок присуждения государственной премии им. акад. И. П. Павлова за лучшие научные работы в области физиологии:

1. Ежегодная государственная премия им. акад. И. П. Павлова за лучшую научную работу в области физиологии в размере 20 000 руб. присуждается Президиумом Академии Наук.

Президиуму Академии Наук предоставляется право как присуждать премию в половинном размере, так и разделять ее между двумя, но не более авторами.

2. Для оценки работ, представляемых на соискание премии, Президиум Академии Наук образует специальную Комиссию с привлечением представителей Всесоюзного института экспериментальной медицины и Общества физиологов им. И. М. Сеченова.

3. Правила, определяющие порядок представления и оценки работ для получения премии им. акад. И. П. Павлова, утверждаются Президиумом Академии Наук.

4. Премия им. акад. И. П. Павлова может быть присуждена как отдельным гражданам Союза ССР, так и авторским коллективам, а равно научно-исследовательским учреждениям Союза ССР и союзных республик.

5. Первое присуждение премии должно быть произведено не позднее 1 октября 1937 г.

Зам. председателя Совета  
Народных Комиссаров Союза ССР

(В. Межлаук)

**ПОСТАНОВЛЕНИЕ  
ПРЕЗИДИУМА АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР**

**О ПОРЯДКЕ ПРИСУЖДЕНИЯ ГОСУДАРСТВЕННОЙ ПРЕМИИ ИМ. АКАД. И. П. ПАВЛОВА ЗА ЛУЧШУЮ НАУЧНУЮ РАБОТУ В ОБЛАСТИ ФИЗИОЛОГИИ**

1. Премии им. акад. И. П. Павлова могут быть удостоены исключительно ученые труды советских граждан, их авторских коллективов и советских ученых учреждений, изданные не ранее чем за 3 года до присуждения премии либо находящиеся в рукописи.

2. Работа, представляемая на соискание премии им. акад. И. П. Павлова, должна во всяком случае удовлетворять одному из следующих условий:

а) Работа должна быть законченным оригинальным по тематике и методике теоретическим исследованием, содержащим новые открытия, наблюдения или крупные обобщения, имеющие большую научную ценность, обнимающие всю область физиологии или отдельные ее вопросы.

Или

б) быть оригинальным произведением в области физиологии, приводящим к особо полезным практическим применениям и активно содействующим развитию социалистического строительства (усовершенствования в области медицины, здравоохранения и т. п.).

3. Для участия в конкурсе по присуждению премии им. акад. И. П. Павлова работы могут быть представлены как их авторами, так и соответствующими научными учреждениями, научными организациями или отдельными учеными специалистами, в том числе и членами Комиссии по оценке лучших работ по физиологии (ст. 4).

Примечание: В случае представления в Комиссию для соискания премии им. акад. И. П. Павлова работы одного из членов Комиссии, этот член не принимает участия в оценке соответствующей работы.

4. Присуждение премии им. акад. И. П. Павлова производится Президиумом Академии Наук по представлению особой Комиссии, организуемой Президиумом Академии Наук для оценки лучших работ по физиологии в составе председателя и 4 членов, в том числе одного представителя Всесоюзного института экспериментальной медицины и одного представителя Об-ва физиологов им. И. М. Сеченова.

5. Комиссии по оценке лучших работ по физиологии предоставляется право привлекать к разбору работ соответствующие научные учреждения и отдельных ученых специалистов.

6. Если Комиссия по оценке лучших работ по физиологии признает, что ни одно из представленных на премию сочинений не заслуживает полной премии, то она входит с представлением в Президиум Академии Наук СССР о присуждении премии в половинном размере. Равным образом Комиссия вправе внести предложение разделить премию ме-

жду двумя соискателями. Во избежание чрезмерного дробления премии им. акад. И. П. Павлова разделение ее между тремя и более соискателями не допускается.

Примечание: Порядок и условия распределения премии присужденной авторским коллективам и научным учреждениям, определяется этими коллективами и учреждениями.

7. Для участия в соискании премии им. акад. И. П. Павлова соответствующие работы должны быть представлены в Комиссию по оценке лучших работ по физиологии не позднее 1 марта того года, в котором предстоит обсуждение премии.

8. Комиссия по оценке лучших работ по физиологии должна представить свое заключение на рассмотрение Президиума Академии Наук для присуждения премии не позднее 1 сентября года присуждения премии.

9. О работах, удостоенных премии им. акад. И. П. Павлова, производится публикация в „Известиях ЦИК СССР и ВЦИК“, а также в Известиях Академии Наук СССР.

10. Если премированная работа не была издана до премирования, она публикуется Академией Наук СССР в ее изданиях, причем на заглавном листе сочинений, удостоенных премии, делается надпись о присуждении премии.

11. Работы по физиологии, не получившие премии в одном году, могут быть представлены на соискание премии в следующие два года с соблюдением однако условий ст. 1-й настоящих правил.

---





С. Н. БОГОЛЮБСКИЙ

# ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ<sup>1</sup>

(Представлено академиком А. А. Борисяком)

Эволюция домашних животных была подробно разработана Дарвином. Им были намечены некоторые закономерности эволюционного процесса. Дальнейшая разработка в дарвиновском направлении была выполнена эволюционной морфологией. Законы корреляций параллелизма, онтогенеза признаков, анализ интерьера составили основные темы последарвиновского периода. Современными достижениями, особенно советских исследователей, эволюционная морфология не только позволяет подойти к описанию картин эволюции, но в комплексе других биологических дисциплин дает материал к овладению эволюцией.

## Введение

Поставленная партией и правительством боевая проблема — поднятие социалистического животноводства на высшую ступень — нашла ясный ответ в коллективном творчестве колхозных масс, давших решительный сдвиг в увеличении поголовья скота и повышении его производительности. Каждая биологическая дисциплина, имеющая как прямое, так и косвенное отношение к этому важнейшему делу страны, должна все имеющиеся у нее теоретические и практические достижения, близкие к вопросам сельского хозяйства, передать всем трудящимся для приложения к жизни. В то время как генетика, физиология развития, а в последнее время и экология направили в эту область свое внимание, эволюционная морфология еще мало выступала на фронте животноводства как фактор теоретико-производственного порядка. Данная статья имеет целью ознакомить советскую общественность с тем, что морфология могла бы дать в деле поднятия животноводства путем приложения к последнему ее достижений. Полагаем, что ряд изложенных в статье фактов и соображений не может не при-

<sup>1</sup> Доложено 12/IV 1936 г. на сессии Биологической группы Академии Наук СССР по Институту эволюционной морфологии и палеозоологии.

влекать внимания научной общественности к той роли, которую призвана выполнить эта научная область, разрабатывающая вопросы животноводства преимущественно со стороны селекции.

Наиболее серьезные исследования по эволюции домашних животных в истории биологии принадлежат бесспорно Дарвину. Ламарк, как и другие крупные зоологи до Дарвина, лишь в общей форме касался изменений домашних животных как доказательства эволюционного процесса. Дарвин же сумел использовать всю основную зоотехническую литературу своего времени и произвел тщательные самостоятельные исследования над голубями, курами и кроликами. По этим группам животных он дал отчетливые выводы и нарисовал картины эволюционных изменений, исходя из целостной концепции изменчивости, наследственности и отбора.

На основе систематизированных фактов Дарвин и создал свою селекционную теорию, показав, какие результаты она может дать в применении к домашним животным. Он подошел к эволюции как морфолог, как историк, как биолог широкого диапазона. Его морфологический анализ основывался на размерах, общей форме, на всех внешних признаках и из внутренних признаков — на скелете. Этим анализом Дарвин дал образец генеологической классификации рас и их эволюции. Несмотря на малое число особей из отдельных рас, взятых для анализа, выводы его для упомянутых трех групп животных сохранились и до наших дней. Для подробного же анализа сельскохозяйственных животных ему не хватало, повидимому, ни материалов, ни времени. Однако методы, которые он применил только к трем группам, могут быть с таким же успехом приложены и к остальным домашним видам.

После его работ не появилось ни одной, которая бы в целом заполнила этот большой пробел, хотя состояние животноводства и его высокое развитие могли бы дать для этого весьма обширный материал. Уже в настоящее время выявились основные амплитуды в изменчивости всех видов домашних животных, подобно голубям, где, с одной стороны, стоял дикий горный голубь, а с другой — дутыш и трубастый. В группах сельскохозяйственных животных тоже уже существовали такие варианты, как парковый белый скот и шортгорн, шотландская овца и гемпшир, торфяниковая свинья и английские белые свиньи, шотландский пони — английская скаковая и шайр. При существовании даже в самой Англии крайних форм можно было бы и по этим видам дать, как задумывал Дарвином, полную их эволюционную картину. Однако даже такие обстоятельные исследования по свиньям, как работы Натюзиуса, не выдерживают сравнения с дарвиновской работой по голубям.

С выходом на научную арену новой науки — генетики — исследования пошли главным образом в направлении анализа наследования внешних признаков, но независимо от генетики не прекращались и морфологические исследования, базирующиеся на методах Дарвина.



Мы уже можем использовать и новый материал недавно возникшей звероводческой отрасли хозяйства. Эта область дает нам материал по возникновению первоначальных изменений, связанных с разведением в неволе, и заполняет пробелы, существующие в учении об эволюции наших старых домашних животных, где как раз первичные этапы изменений нам неизвестны.

Мы остановимся на анализе некоторых закономерностей, не получивших ни у Дарвина ни в генетике своей разработки. Между тем эти закономерности непосредственно связаны с проблемой теории эволюции и с проблемами селекции. Из них мы берем три — проблему корреляции, проблему аналогичной изменчивости и онтогенеза.

К этим трем дарвиновским проблемам мы добавим еще проблему конституции или, вернее, той ее части, которая получила название комплекции, в аспекте общего познания интерьера.

Проблеме корреляции или закону соотносительной изменчивости Дарвин специально посвятил 25-ю главу своего труда о домашних животных (1). По поводу этой проблемы Дарвин высказывает мысль о том, что „вся организация животного в целом настолько связана, что при изменениях одного органа изменяются и другие“. Или в другом месте: „Но в некоторых случаях при изменении одной части известные другие части всегда или почти всегда изменяются одновременно: тогда они повинуются закону соотносительной изменчивости“. Так, у голубей клюв легко подвергается действию отбора „и с его удлинением или укорочением удлиняется или укорачивается язык“. В соотношении находятся голая бородавчатая кожа голубей-гоноцов и длина их век; у дутышей удлинение туловища коррелирует с шириной ребер, с увеличением числа крестцовых и хвостовых позвонков. В течение постоянного хода изменения и отбора внутренний костяной остои и внешняя форма тела изменялись до известной степени во взаимном соотношении. Дарвин подозревал также наличие коррелирования между длиной лап и клювов голубей, между оперением лап и перепонками, между числом рядов щитков и их размерами и т. п.

К этой же проблеме он относит случаи, когда укорочение челюстей у собак влияет на положение позднее закладываемых коренных зубов; повисание ушей у кроликов влияет на положение костного слухового прохода. Существуют соответственные изменения шерсти, копыт и зубов. И много других примеров приводит он, которые теперь в значительной степени расклассифицированы и могут быть проанализированы более точно методами генетики либо методами эволюционной морфологии.

Но уже и для Дарвина значимость законов корреляции для селекции была ясна: „Соотносительная изменчивость представляет для нас вопрос важный, потому что при изменении одной части вследствие постоянного отбора, производится ли он человеком или природой, другие части организации тоже неизбежно изменяются“. Повидимому,

из такого соотношения следует, что у наших домашних животных и растений разновидности резко отличаются друг от друга не только одним признаком.

Стремление к установлению закономерностей в изменчивости нашло у Дарвина свое отражение в его главных трудах (2) в разделе „аналогичная или параллельная изменчивость“. Под ней Дарвин разумел явления, когда сходные признаки появляются у нескольких разновидностей или рас, происходящих от одного и того же вида, и в более редких случаях у потомков совершенно различных видов. Другими словами, здесь идет речь о повторяемости сходных признаков как у близких, так и у более отдаленных групп. Такие-то признаки Дарвин и назвал аналогичными или параллельными.

Так, „сравнивая черепа 10 видов зайцев в Британском музее, я нашел,— пишет Дарвин (2),— что они отличаются друг от друга преимущественно теми же признаками, которыми отличаются и домашние кролики, а именно: общими размерами, формой и вышиной надглазничных пластинок, формой свободного конца скуловой кости и направлением шва, отделяющего теменные и лобные кости...“ И дальше вопросу параллельной изменчивости Дарвин посвящает другие свои интересные наблюдения и соображения.

Приведенный здесь пример касается двух различных родов. В других примерах им даны сходные изменения рас одного вида, как, например, у голубей, у собак. В третьих примерах параллелизмы представлены у далеких групп: голуби — куры — индейки — канарейки... Анализ многочисленных примеров этого рода дал Дарвину возможность констатировать „склонности всех членов семейства варьировать в одинаковом направлении“. Эти же факты дали ему право высказать мысль, что „всякая значительная вариация управляется законом“. Но мы знаем, что формулировка закона параллельной изменчивости выпала на долю академика Вавилова, который такого рода изменчивость обобщил в „закон гомологических рядов“. Его закон, как известно, дал большие практические результаты в растениеводстве, но в области животноводства он еще очень мало разработан.

Третья дарвиновская же проблема — это проблема онтогенеза. Она была тоже лишь выдвинута им у домашних животных, но не разработана, так как и материала в то время было недостаточно. Но там, где он был, Дарвин его использовал полностью. Особенно ярко это сказалось в его суждении об остановках в развитии (2) (гл. 24), о зачаточных и недоразвитых органах.

В наше время эта проблема разрешается в свете стадийного развития, в свете филэмбриогенезов, в свете явления закономерности роста и дифференцировки.

Основной материал здесь мы почерпнем из школы советских морфологов во главе с академиками А. Н. Северцовым и И. Н. Шмальгаузенем.



Помимо упомянутых трех проблем, непосредственно взятых нами у Дарвина и имеющих ясную связь с развитием современной эволюционной морфологии, последарвиновская эпоха в изучении эволюции домашних животных выдвинула и новые вопросы, прямо или косвенно связанные с эволюционной морфологией. Так, например, кажущаяся отдаленной от нее проблема кормления на самом деле так спаялась с морфологией, что без учета влияния кормления на тело и органы животного оказывается невозможным строить правильные теории эволюционирования домашних животных, поскольку только при этой связи мы узнаем норму реакции особей породы на внешние условия и на действительное наследование признаков. Это положение привело к необходимости внедрения эксперимента в описательную морфологию.

Среди работ этой области нельзя не отметить крупных исследований Чирвинского (4) по остеологии овец, Гензелера (5) (Henseler)—по свиньям и ряда английских работ по крупному скоту.

Чирвинский пришел к выводу, что недостаточное кормление вызывает у овец расширение черепа в силу его недоразвитости. Трубчатые кости делаются более тонкими, особенно в средних частях. Недостаточное питание у свиней приводит к иным результатам: черепа свиней делаются более узкими и длинными; при избыточном питании, наоборот, расширяются, и происходит некоторый изгиб в лобной области. Эти и другие подобные исследования ценны для понимания эволюции домашних животных, так как заставляют более осторожно относиться к формам черепов как к таксономической характеристике. Кроме того, эти опыты дают богатый материал для суждения о размахе фенотипической изменчивости генотипа, поскольку это возможно решать при приблизительности нашего суждения о тождестве генотипов у разных особей даже одной расы. Во всяком случае из подобных опытов мы получаем доказательство сильной зависимости скелета от питания. Другие работы пролили свет также на зависимость изменения костяков от желез внутренней секреции, в частности от половых желез, что существенно для скелетов кастратов.

К указанному направлению работ близко примыкают многочисленные исследования по доместикационным изменениям в скелете и по возрастной изменчивости черепа. Из подобных исследований вытекли современные представления об явлениях эмбрионализма и инфантилизма животных, причем и то и другое явление может быть и благоприобретенным и наследственным. Эмбрионализм, благоприобретенный, получается при недокармливании животных во время их утробной жизни, а инфантилизм — при недокармливании после рождения, в детский период (10).

В тематике же морфологических исследований встречаем и не только эволюционно-доместикационные изменения костяка, но также

и других органов, преимущественно в разрезе изучения конституции и отчасти расовых характеристик. Эта группа исследований идет или в направлении подробного анализа единичных особей, или в менее подробном анализе многих особей.

Эта категория работ уже дала значительный материал для понимания эволюционного процесса домашних животных, и многие результаты применены прямо или косвенно в практике зоотехники. Однако основная цель изучения эволюции может быть достигнута только при комплексном, плановом сотрудничестве всех биологических и зоотехнических дисциплин.

### Об эволюционной морфологии

В задачу данной статьи входит отнесение роли эволюционной морфологии в проблемах теории животноводства, которая до сих пор не была достаточно выявлена. Между тем ее роль не мала и не должна быть снижена, поскольку она методически и идеологически опирается на Дарвина и трактует вопросы эволюции домашних животных с точки зрения процессов филогенетического и онтогенетического развития.

Вскрытие морфологических закономерностей эволюционного процесса, талантливо обобщенных акад. А. Н. Северцовым и другими морфологами, нашло свое выражение в следующих проблемах, связанных с домашними животными: 1) корреляций, 2) способов эволюции, 3) принципов эволюции, 4) закономерности появления признаков, 5) стадийности развития и роста, 6) эволюции конституции.

### Проблема корреляции

Мы видели, что Дарвин придавал проблеме соотносительного развития или, иначе, проблеме корреляций значение закона, играющего важную роль в изменчивости и отборе домашних животных. Возьмем ли мы чистое разведение или гибридизационное, без отбора нельзя создать породы. А там, где есть отбор производителей, необходимо знать законы, управляющие связью признаков, законы, фатально влекущие появление новых признаков наряду с признаками селекционируемыми.

В эту проблему, следовательно, особенно необходимо внести ясность на основе общих научных достижений в понимании коррелятивных процессов. Проблемы корреляций разрабатываются биометрикой и генетикой, эволюционной морфологией, механикой развития и физиологией. Каждая из этих научных дисциплин по-своему понимает корреляцию.

Генетика стремится обнаружить не исторически развившиеся связи и соотношения, а более или менее формальное совпадение ряда признаков (плейотропия) в связи с их локализацией в хромосомах. Ряды



коррелирующих признаков могут быть таким образом выявлены биометрическим путем. Для недавнего прошлого генетики весьма характерно полное игнорирование морфо-физиологической корреляции. Так, Иогансен (6) по этому поводу пишет: „Здесь нам не следует останавливаться на физиологической корреляции — это дело учебников физиологии.“ Между тем еще Энгельс в свое время обратил внимание на важность этой проблемы, приведя примеры корреляций, близких к пониманию их у Кювье и у Дарвина. Проблемы корреляций для животных в настоящее время частично разрешаются в ряде работ Института эволюционной морфологии и палеозоологии Академии Наук. Основное направление в их постановке дано академиком А. Н. Северцовым в его классическом труде „Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution,“ 1931.

Разрабатывая в основном корреляцию филетическую, А. Н. Северцов предложил назвать ее, в отличие от корреляции формы, от корреляции генетической, — координацией, под чем разумеется „закономерная зависимость в филогенетических изменениях частей“ (Шмальгаузен). Приведя в систему явления филетической корреляции, Северцов выделил в ней две группы: морфо-физиологическую и топографическую. Под первой Северцов разумеет тот случай, когда два или несколько органов друг с другом морфологически координированы, причем функция одного органа безусловно нужна для функции другого органа.

Топографическая координация заключается в том или ином соединении органов, функционально не связанных друг с другом, как, например, в соотношении между мозгом и черепной капсулой, между обонятельным эпителием и скелетом носовой капсулы.

Координационные цепи с течением времени изменяются, т. е. у потомков возникают новые координации из старых.

У академика Шмальгаузена (7) координации классифицируются несколько иначе. Он различает три их вида: 1) топографическую (как и Северцов), 2) динамическую или конструктивную и 3) биологическую. Под динамической он разумеет относительно постоянную функциональную зависимость между различными органами (координации между скелетом, мышцами, их кровоснабжением), между органами внутренней секреции и зависимыми от них признаками. Под биологической Шмальгаузен разумеет относительное постоянство соотношений органов, не связанных топографически и не обнаруживающих также непосредственной функциональной зависимости (форма и структура коренных зубов, дифференцировка желудка и специализация конечностей жвачных и др.). Координациям Шмальгаузен противопоставляет индивидуальные или физиологические корреляции, где экспериментально устанавливается взаимозависимость частей. Они делятся в свою очередь на генетические, морфогенетические (связь между подвздошными ко-

стями и ребрами крестцовых позвонков и др.) и функциональные (зависимость гребней костей от мышц и др.).

Указанные Северцовым, Шмальгаузенем, а также Домбровским (8) виды корреляций не представляют каких-либо ясно обособленных групп, но могут рассматриваться как попытки уяснения этого сложного и важного биологического явления. Мы их привели для того, чтобы показать, как далеко ушла наука от того наброска, который дал Дарвин в своих трудах.

Однако, и приведенные классификации указанных авторов все же не предусматривают всех видов корреляций и координаций, встречающихся у домашних животных. Кроме того, они и с логической стороны не вполне выдержаны. В силу этого попытаемся здесь восполнить пробел и несколько уточнить вопрос.

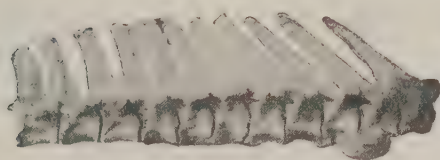
В отношении классификации координаций мы присоединяемся в основном к схемам Северцова и Шмальгаузена, но вносим в них изменения и дополнения. Так, в топографических координациях мы видим в онтогенезе в некоторых случаях меняющиеся отношения и в более ранних стадиях находим между коррелянтами более выраженную функциональную связь.

Динамические координации я предлагаю разделить на координации конституциональные и гормональные. Конституциональные связаны с тем или иным типом телосложения (дигестивного, респираторного), что присуще прежде всего самим тканям. Гормональные это те, которые зависимы от действия гормонов эндокринных желез. Морфологические возможно разделить на контактно-функциональные, где зависимости слагаются в процессе контакта органов (мозг, нервы, мышцы, кости, кровеносные сосуды) и на спатифункциональные, где зависимые органы пространственно разделены. Также к координациям следует отнести еще конъюнктивные (термин Дюркена), где наблюдается зависимость нескольких морфологических компонентов от одного и того же не в каждом компоненте заложенного момента. Так, известны координации между гомодинамическими органами<sup>1</sup>, или случаи, когда появляющиеся признаки охватывают все большие площади в органах моновалентного значения, как например, увеличение перьев на крыльях и на хвосте, или покрытие определенным видом шерсти (руном) в филогенезе все большей и большей площади кожи, или, когда общие размеры тела определяют пропорции органов. Что касается „генетических“ корреляций, то они, повидимому, выделяются не по существу, а по методу их изучения. Мы их можем расклассифицировать по всем приведенным видам координаций. То же следует сказать и о морфогенетических корреляциях. Их выделяют по методу, свойственному механике развития, на самом же деле они в большинстве случаев

<sup>1</sup> Конъюнкции Дюркена.

существуют как координации и встречаются в нормальном развитии. Желая полнее систематизировать известные случаи координаций, приводим их набросок в таблице, где стрелки указывают на тесные связи. (стр. 30 и 31).

Что касается собственно корреляций, то в них ясно выражены связи физиологического характера, которые возможно доказать и у взрослых. Отличие их координаций, по нашему мнению, заключается в том, что координации создаются преимущественно в эмбриональном развитии и до известной степени префункционально. Поэтому критерием для различения корреляций и координаций мог бы служить пре- или постфункциональный характер их проявления. У домашних животных мы можем найти все виды приведенных коррелятивных связей. Наиболее ясны по связям и часто встречаются корреляции индивидуальные или физиологические. Это особенно хорошо иллюстрируется усиленным развитием шейных мышц и остистых отростков грудных позвонков у баранов, имеющих большие рога, а следовательно и тяжелую голову (фиг. 1 и 2), удлинением поперечных отро-



Фиг. 1. Грудные позвонки безрогаго барана



Фиг. 2. Грудные позвонки рогаго барана

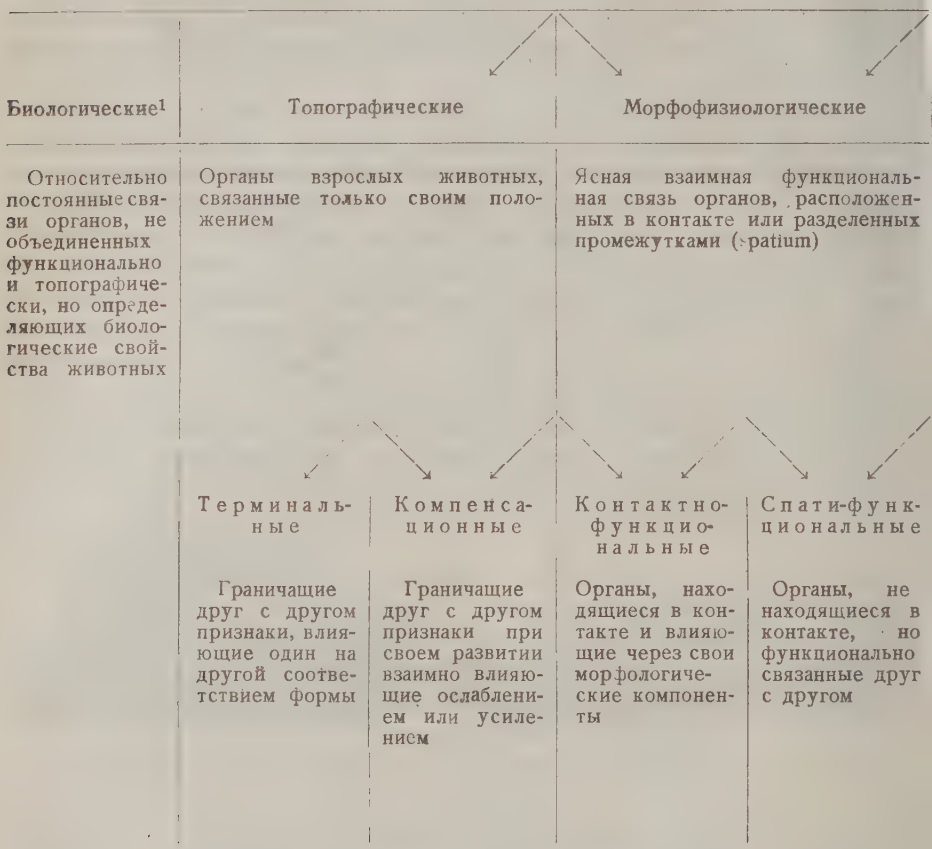
сков хвостовых позвонков при большом жиротложении и развитием сагиттального гребня на черепе собак в связи с усилением жевательной мускулатуры. Эта группа физиологических индивидуальных корреляций подходит под рубрику корреляций функциональных.

По вопросу о создании на практике корреляционных связей не лишне будет привести некоторые мысли об этом процессе морфолога А. Г. Рындзюнского. Он анализирует сущность происходящих в онтогенезе процессов и делит корреляции по существу их образования на три группы.

Первая — „функционально-морфологическое изменение одного органа требует совершенно определенного изменения другого органа“ как для правильного его функционирования, так и потому, что оба выполняют одну и ту же функцию.

Вторая — „функционально-морфологическое изменение одного органа освобождает другой орган от его функции, делая ее излишней, и тем являясь условием для изменения этого другого органа. В случае, если: а) делаются излишними все функции этого органа, и он обычно



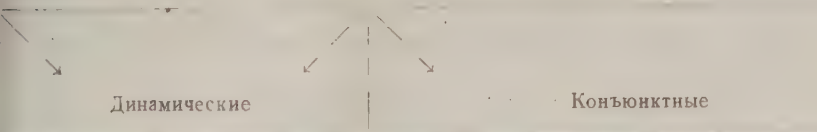


Основные

1. Селенодонтные зубы, слияние мезоподий у жвачных	1. Грудная клетка и грудные органы скороспелых мясных и не скороспелых пород	1. Жировая ткань и скелет хвоста в курдюке 2. Хохол гуданов и их череп	1. Нервы, мышцы, скелет 2. Мышцы, сосуды 3. Связи скелетных элементов	1. Сердце — почки 2. Гипофиз — щитовидная железа
2. Оперение и образование клюва	2. Семенник и мошонка			

<sup>1</sup> Биологические координации стоят особняком, пока не расшифрованы их функции

координации



Относительно постоянная связь между органами, обусловленная общими свойствами тканей или гормональными влияниями

Зависимость нескольких морфологических компонентов от одного и того же для всех них общего момента

Гормональные	Конституциональные	Амплексные	Плюривалентные	Гомодинамические
Органы и признаки, обусловленные в своем развитии гормонами	Органы и признаки, изменяющиеся в одном направлении в силу свойства тканей их образующих	Органы и признаки, зависящие в своих пропорциях от общего размера животных	Признаки, появляющиеся в некоторых областях однозначной ткани и в эволюции захватывающие новые области одновременно или последовательно	Органы и признаки, изменяющиеся соответственно в сходном направлении

случаи

<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Вторично половые признаки — гонады</li> <li>2. Зобная железа — скелет</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Скелетные элементы мясных скороспелых пород и скелетные элементы позднеспелых</li> <li>2. Тот или иной тип жиротложения</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Черепа крупных и мелких близко родственных пород собак</li> <li>2. Таз бентамок и крупных пород кур</li> <li>3. Нарушения стерометрии при убывании размера</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Увеличение длины крыльев и хвоста голубей</li> <li>2. Распространение рунной шерсти по коже</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Сходные изменения в позвонках</li> <li>2. Сходные изменения в передних и задних конечностях</li> </ol>
--	--	---	--	--

льно-исторические взаимосвязи. К ним относятся многие случаи корреляции ювры.

редуцируется; б) делается излишней лишь часть его функции, он в целом не испытывает редукции; напротив, он может, сменив функцию, прогрессивно изменяться в другом направлении (редукцию могут испытывать его части)\*.

Третья — функционально-морфологическое изменение одного органа открывает возможность для изменения другого органа, который таким образом использует изменение первого\*.

Примеров на приведенные случаи можно набрать много.

1. Образование различных типов жирного хвоста вплоть до настоящего курдюка, которое определяет судьбу свободной части хвоста.

2. Изменение нормальной семичленистой грудины овец в шестичленистую, что влечет за собой совершенно иное соединение задних ребер (9).

3. Случаи, описанные Чирвинским (4), когда рогатая, тяжелая голова барана обуславливает более мощное развитие остистых отростков грудных позвонков и изменение шейных, в связи с усилением шейной мускулатуры, что в свою очередь обуславливает вторично изменения всего осевого скелета (фиг. 1 и 2).

4. Изменение при мопсообразности у собак в сторону укорочения верхней челюсти может повлечь, но может и не повлечь соответствующего изменения нижней челюсти.

5. Укорочение челюстей может или не может вызвать уменьшение зубов, во всяком случае открывает перед зубами новые возможности изменяться, что и наблюдается на самом деле у пород собак с укороченными челюстями.

6. Мощное разрастание назад лобных костей у нашего крупного рогатого скота фатально влечет за собой (требует) изменения в соотношении теменных и межтеменных костей, что особенно наглядно видно при гибридизации (11). Самое же разрастание назад, повидимому, первоначально определялось более каудальным положением рогов у *Bos taurus* по сравнению с другими *Bovinae*.

7. Изменение толщины кожного покрова, как известно, обуславливает характер образования шерстного покрова, открывая новые возможности для варьирования.

Подобные корреляции сказываются подчас не как наследственные, но как благоприобретенные связи, обнаруживаемые в виде реакции на ведущее изменение лишь одного признака, что мы видим на примере рогатого барана.

Из этого вытекает вопрос о зависимости изменения признака и органов от уже имеющейся налицо функции. Другими словами ставится вопрос о пре- и постфункциональном развитии коррелятивных связей в онтогенезе.

В этой важной проблеме мы сталкиваемся со степенью реакции зависимых признаков, коррелянтов, на ведущее изменение в том или



ином признаке. Эта степень реакции на функциональное раздражение у разных пород и у особей различна. Характер изменения коррелянтов будет зависеть от их наследственной „нормы реакции“, и наследственная степень ведущего изменения будет тоже зависеть от его „нормы реакции“ на окружающие условия в реализации данного признака. Поскольку эта проблема у домашних животных требует еще своей углубленной проработки на более обширном материале, мы воспользуемся примером, взятым из работ Института, выполненных А. А. Машковцевым (12). Им были поставлены опыты на т му о зависимости развития легких у личинок амфибий, живущих в воде, от вдоха воздуха. Оказалось, что среди видов амфибий имеются разные формы. У одних легкие развиваются (аксолотль) в зависимости от функции (дыхания), а у других они уже развиты префункционально (жабры); промежуточные формы — лягушки: у них появляются первичные перегородки, причем дальнейшая дифференцировка зависит от функции дыхания.

В отношении органов домашних животных мы имеем и тот и другой тип развития. Например, развитие рубца в желудке овец происходит префункционально, но его рост, достигающий превышения всей суммы остальных частей желудка, происходит у ягнят уже постфункционально, когда ягнята (и телята) переходят на травяной корм.

По исследованиям нашего отдела Института весовые отношения отделов желудка взрослого быка (киргизского) по отношению ко всему весу желудка таковы: рубец — 51.9%, сетка — 13.15%, книжка — 27.1%, сычуг — 7.7%. У телят же перед рождением: рубец — 40.3%, сетка — 10.2%, книжка — 23.3%, сычуг — 25.6%.

От ранней закладки желудка и до взрослых стадий возможно подметить определенный ритм в эмбриональном развитии отделов.

Развитие гребня на черепе собак происходит постфункционально. Мышцы овец, имеющие наибольшее развитие постэмбрионально, оказываются наиболее мощными по весу по сравнению с шерстными и мясными породами, а также мясными и полудикими, Хэммонд (Hammond) (13). Все мышцы до известной степени развиваются префункционально, но в разные стадии степень развития их зависит как от времени развития, так и от выполняемой ими функции, что и обуславливает их различие у разных пород овец, культурных и примитивных,

В соотносительном развитии костей и мышц, с ними связанных, по данным того же автора (а также Ватерса и Арона) происходит независимое префункциональное развитие костей, которое может продолжаться при недостаточном росте мускулов. Между тем мы знаем, что многие из признаков костей, вплоть до их внутренней структуры, обуславливаются действием мышц, т. е. постфункционально. Расширение хвостовых позвонков жирохвостных овец происходит префункционально. Но они могут развиваться дальше и под влиянием жиротложения и усиления в связи с ним работы хвостовых мышц.

Разрешение вопроса о том, какие признаки, у каких животных и в каких стадиях развиваются пре- или постфункционально, имеет большое значение для знания наследственности домашних животных. И в то же время это разрешение до известной степени позволит давать критерии для признаков благоприобретенных и наследственных, а это не всегда легко решить при большой амплитуде нормы реакции и при поразительном параллелизме фенотипа и генотипических свойств, которые обнаруживаются у домашних животных (14).

Таким образом явление корреляции в нашем понимании упирается и в другую проблему — о зависимости изменений органов от функционального раздражения, которая и ставит вопрос о том, когда у определенных признаков разных пород постфункциональное развитие переходит в развитие префункциональное и какими факторами оно осуществляется. О том, что в вопросах коррелятивной изменчивости (но не всегда обусловленности) не малую роль играют эндокринные факторы, дают представление работы по экстирпации зубных, половых и других желез.

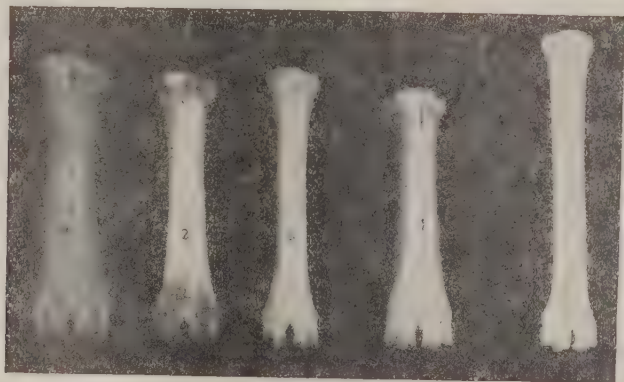
Многочисленные примеры обусловленности многих признаков этими факторами даны в советской литературе академиками М. М. Завадовским и Б. М. Завадовским и их сотрудниками. Я остановлюсь здесь на одной работе шведского профессора из Упсальского университета Хаммара (Hammar) (15) в труде по конституционально-анатомическим признакам кроликов в разрезе их дополового, полового и послеполового (пуберальных) периодов развития.

Хаммар пытается выяснить коррелятивные зависимости признаков роста органов и тканей от степени развития разных морфологических отделов эндокринных желез. Автор разрешает при этом вопрос — есть ли корреляция или нет по степени обычного математического коэффициента корреляции. Его корреляция заключается в выяснении зависимости того или иного состояния частей тела и всего тела от степени тканевого развития эндокринных желез.

В дальнейшем развитии науки о корреляциях, об изменениях целого, о постфункциональном и префункциональном развитии органов и признаков морфологам придется теснее связаться с эндокринологическим направлением.

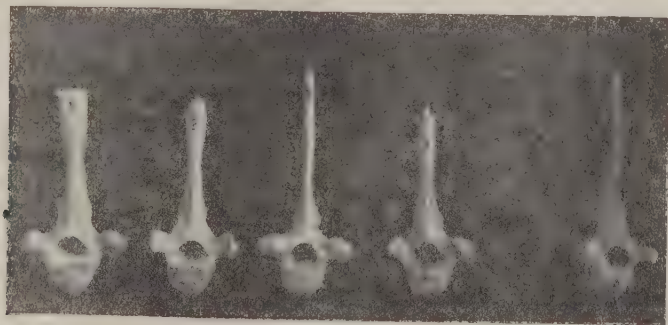
При изучении рас домашних животных, особенно при сравнении крайних типов, мы встречаемся с явлением суммарного изменения органов в одном направлении, когда найти ведущий признак и его коррелянтов невозможно. Это особенно резко бросается в глаза при сравнении широких мясных форм с „узкими“ дикими и примитивными. К сожалению, мы не всегда знаем, как эти формы произошли, и можем судить о них по тому, что находим в готовом состоянии. Я хочу разобрать это положение на скороспелых породах овец мясной производительности: гемпшире, шропшире и др.

Проведенная в Аскания-Нова работа (Институт гибридизации и акклиматизации животных) по гибридизации гемпшира и цыгаек позволила мне сравнить скелеты этих двух пород. Среди гемпширов встречались особи нормального развития и особи, недоразвившиеся благодаря



Фиг. 3. Метоподии гемпширов (1 и 2), цигайки (3), их гибрида (4) и муфлона (5)

плохому кормлению и содержанию. Вопрос стоял о наследовании признаков обеих пород в первом поколении. Скелет гемпшира резко отличается от скелета цыгаек шириной всех своих костей. Какую бы часть скелета или кость мы не взяли, все они отличаются этими признаками; череп, грудина, крестец, позвонки, трубчатые кости (фиг. 3 и 4).



Фиг. 4. Третьи грудные позвонки гемпширов, цигайки, их гибрида, муфлона

У нормальных особей это различие по сравнению с цыгайкой резко выражено, у захудалых — слабее. Но характерно, что и у последних все кости скелета все же более широки, особенно в эпифизе. У гибридов первого поколения эта расширенность костей тоже заметна. Таким образом мы здесь видим общее коррелирование в одном на-



правлении всех костей скелета. Вероятно, какой-то один общий наследственный фактор обуславливает эту корреляцию, и было бы трудно себе представить, чтобы в какой-либо части скелета ее не оказалось. В таком случае животное было бы, вероятно, нежизнеспособным.

Поскольку формат животного определяется скелетом, мы, изучая скелет, изучаем и самый формат. Естественно, что такому скелету соответствует и определенная мускулатура и все внутренние органы. Расшифровка этого состояния должна идти в направлении более тонкого морфогенетического анализа.

Закон коррелятивных изменений еще не сформулирован. Но уже самое явление подвергнуто, как мы видели, анализу, и факты не только констатированы, но и систематизированы. Однако удовлетвориться только этим состоянием мы не можем. Нам нужно, чтобы был создан закон, который бы давал возможность предвидения, предсказания того, что получится у животных, в силу естественного или экспериментально вызванного изменения какой-либо части у развивающегося организма, а также существенно предвидеть и то, какие изменения произойдут у потомков при гибридизации животных, при встрече разнородных наследственных плазм, когда особенно отчетливо выявляются как раз новые коррелятивные связи. Для более подробного изучения этого процесса должны быть поставлены специальные наблюдения и скрещивания. Для последнего наиболее подходящий объект — собаки, где различия между расами достигают исключительно больших размеров. Можно было бы поставить подобные скрещивания также у кур и у голубей. Таким образом познание корреляций и законов, ими управляющих, вводит нас в понимание примата корреляции или основного ведущего изменения и от него зависящих коррелянтов. В некоторых случаях, особенно в индивидуальных корреляциях, примат и все звенья ясны, но в случаях координаций мы далеко не всегда можем выявить подобные же зависимости, так как они создаются в процессе эмбрионального развития и могут быть лучше выявлены экспериментальным путем при использовании достижений механики развития.

Эволюционную морфологию одинаково интересует как возникновение первичных признаков, так и создание и изменение коррелятивных связей.

Некоторое освещение весьма сложного вопроса о филетических корреляциях дают работы по развитию сложных комплексных „неогенетических“ органов. Мы рассмотрим две таких работы — это развитие курдюка овец (Боголюбский) (19) и развитие головы кур гуданов (Шмальгаузен) (16). В обоих этих случаях есть много общих черт. В развитии курдюка уже на самых ранних стадиях, наряду с палингенетическим процессом, наблюдаются филэмбриогенезы, изменяющие нормальный тип развития хвоста. Они выражаются ранним возникновением ади-

погенной ткани у корня хвоста, ослаблением сегментации конечного отдела, ранним развитием в некоторых случаях шерсти на самом конце рудиментарного кончика хвоста, расширением поперечных отростков позвонков и их деформацией (фиг. 5 и 6).

В развитии головы гуданов отмечается на ранних стадиях гидроцефалия переднего отдела мозга иное положение закладок лобных костей, „дезорганизация“, разрыхление мезенхимных клеток, нормально дающих кости крыши, и усиленный отток для образования перяного чуба этих первично остеобластических клеток.

В обоих случаях мы имеем, повидимому, передетерминацию клеток: в первом случае индифферентных мезенхимных на адипогенные, во втором — потерю мезенхимой скелетогенных свойств.

В обоих случаях наблюдается дезорганизация морфогенетических процессов. Причиной дезорганизации их в курдюке Боголюбский считал перемещение в новую область явления усиленного роста; причиной дезорганизации в голове гуданов Шмальгаузен считает выделение цереброспинальной жидкости. Кроме того, в развитии головы отмечается фактор пространственного условия, т. е. разрастание мозга в сторону наименьшего сопротивления. Во всяком случае, и там и здесь мы наблюдаем сложную зависимость обоюдного характера, в которой каждая часть играет не только пассивную, но и активную роль. Новая детерминация клеток, вероятно, как раз связана с генетическими факторами. И если это так, то новодетерминированные клетки мы можем рассматривать как примат корреляции, включившийся в старую коррелятивную цепь и ее изменивший. Эти же примеры иллюстрируют, что при топографической координации в онтогенезе ясно видны функциональные моменты.

Анализ корреляций и изменений в их цепи ставит вопрос о появлении всякого нового признака, и мы должны стремиться к пониманию того, каким образом в онтогенезе домашних животных происходят смены зачатков признаков старых на признаки новые, и решать, на-



Фиг. 5. Ранняя стадия перед образованием курдюка



Фиг. 6. Стадия образования курдюка

сколько мы можем предвидеть появление этих новых признаков как мутационным, так и комбинационным путем.

### Параллелизмы и закон гомологических рядов

В этом пункте мы подходим к тому, что Дарвин назвал в свое время аналогичной изменчивостью, а академик Н. И. Вавилов (17) назвал „законом гомологических рядов“, который он разработал на растениях, дав ценные практические результаты растениеводству.

Анализируя этот закон, автор настоящей статьи собрал некоторый материал по наследственной изменчивости признаков домашних животных. Мы здесь не будем вдаваться в критику и анализ понятия гомологического признака, а примем закон с его утвердившейся терминологией, подчеркивая, что повторяемость признаков вытекает из родственных отношений тех групп, в которых мы наблюдаем такую повторяемость, о чем свидетельствуют и вышеприведенные дарвиновские примеры.

Такое родство, а следовательно, и „гомологичность“ мы найдем в пределах ограниченных систематических групп.

По Вавилову такими группами, максимальными по отдаленности родства, могут быть семейства. Те же проявления сходственных признаков, которые выходят за пределы семейства и уже относятся к отрядам, можно рассматривать лишь как параллелизмы, хотя они и касались бы изменений тоже гомологических органов и признаков.

Самый закон гомологических рядов был сформулирован на признаках фенотипических, но позднее поднялся вопрос и о гомологичности признаков, уже определяемых теми же генами, т. е. о генотипическом параллелизме.

Наиболее полно выявляется повторяемость признаков в разновидностях и расах одного и того же вида. Мы возьмем примеры, иллюстрирующие появление гомологичных признаков внутри одного вида, и примеры появления параллельных признаков у отдаленных групп. Первый пример будет относиться к виду *Canis familiaris*. Так, если разобьем собак на пять основных типов, то обнаружим, что чуть ли не в каждом типе имеются расы с повторяющимися признаками.

Нами составлены таблицы для нескольких групп признаков. Здесь остановимся лишь на шерсти собак (18).

Шерсть собак крайне разнообразна: мы встречаем у них гладкую (прилегающую), короткую (неприлегающую), средней длины, длинную, волнистую, жесткую, мягкую, курчавую, взъерошенную... Иногда даже в одной породе можно встретить три-четыре формы шерсти, как, например, у такс, немецких овчарок (три типа шерсти).

Прилагаемая таблица дает нам представление о распространенности перечисленных признаков шерсти, возникших независимо у различных пород собак в разных типах (стр. 39).

Если мы возьмем овец, то найдем, что и у них уравниенность шер-



## Шерсть собак

Виды (типы) собак	Шипцеобразные	Гончеобразные	Борзообразные	Догообразные	Овчаркообразные
Гладкошерстные	Тан-терьер Карл. пинчер Фокс-терьер	Пойнтер Такса	Грейхунд Левретка Виппет	Догги Бульдоги Мопс Мастифф	
Средне-коротко- шерстные	Шиперке	Брак Гончая Такса	Суданская борзая	Сен-бернар	Аппенцеллер Немецкие ов- чарки, Колли
Средне-длинношерст- ные	Чау-шпиц	Брак Сеттер Такса	Русская борзая	Тибетский дог Сен-бернар	Ротвейллер (Д) Колли
Очень длинношерст- ные	Йоркшир-терьер	Спаниель			Афганская
Игло-короткошерст- ные	Денди-динмонт терьер, Ведлинг- тон-терьер		Балеарская		Зап. овчарки
Жесткошерстные	Фокс-терьер Эрдель-терьер Афен-пинчер Пинчер	Швейцарская гонч. Такса	Дирхунд Грейхунд	Мастин (Д)	Нем. овчарки
Шелковистые	Карл. шпиц	Вахтельхунд (Д) Спаниели карлико- вые	Афганская Черкесская	Пиринейская	Афганская
Волнистые	Пинчер (Д) Шотландский терьер (Д)	Джин Спринг спаниель	Русская борзая	Командор	Колли (Д)
Курчавые и взъеро- шенные	Шотландский терьер	Водяной спаниель		Сен-бернар (Д)	Пудель Собаки Шампани Болонка
Косматые	Пинчер (Д)	Ирландский вас- сер-спаниель	Люхтер(?)		Ю.-русская овчарка

сти возникает как у тощихвостых овец, так и у жирновостых; знаем, что курчавость крупного рогатого скота возникает у симменталов, шортгорнов, красного комолго; вислоухость, четырехроговость и другие признаки овец встречаются тоже в разных далеких породах и в разных отдаленных географических районах. Однако при этом радикалы (по Вавилову), т. е. признаки, характеризующие виды и породы, сохраняются. Конечно, они сохраняются только относительно, так как в случае образования новых пород возникают и их новые радикалы.

Чрезвычайно богато представлены ряды наследственной изменчивости по различным окраскам и расцветкам.

В данном месте я не говорю о генотипическом параллелизме, так как о таких гомологических генах мы судим только по их поведению, и поэтому решать вопрос об их тождестве, гомологии не можем; да и вряд ли понятие гомологии к ним применимо.

Для селекционера важен признак, который он желает придать своей породе, и менее важно, каким геном этот признак обуславливается. Известно, что и одинаковые признаки зависят от разных генов и влияние генов на признаки зависит от различных условий. Знание генов, обуславливающих желательный признак, лишь облегчает сознательную селекцию и управление признаками. Для нас важно в данном случае другое — может ли закон гомологических рядов помочь животноводству в поисковой работе новых признаков домашних животных для создания новых форм, подобно тому, как этот закон помог в растениеводстве сознательному отысканию признаков в неисследованных районах. О том, что подобная систематизация признаков помогает ориентироваться в их разнообразии у домашних животных, мне подсказал опыт краниологической работы. Изучая черепа домашних и диких собак, я построил таблицу гомологических рядов и в дальнейшем в тех же породах нашел в ряде черепов признаки, возможности существования которых вытекали из мною построенной таблицы (19). Это касается как признаков расовых, так и индивидуальных внутри рас. Одновременно с этой моей работой 1928 г. профессор Н. А. Ильин пришел к тем же выводам, работая с окраской и расцветкой (пегостью) у морских свинок (20). В 1930 г. профессором В. О. Виттом были даны таблицы параллельных окрасок у лошадей и ряда других домашних животных (на Съезде зоологов, анатомов и гистологов в Киеве).

Но до сих пор у нас еще не было достаточного размаха в разрешении этой проблемы, которая связана с коренным пересмотром систематики домашних животных и их диких родичей.

Не давая здесь углубленного анализа (который мы даем в другом месте)<sup>1</sup>, остановимся теперь на примере широкого параллелизма и возъ-

<sup>1</sup> Подробнее об этом изложено в статье „Закон гомологичных рядов в применении к домашним животным“, печатающейся в трудах Комиссии по происхождению эволюции и породообразованию домашних животных.

мам шерстный покров разных домашних животных и повисшие уши, т. е. признаки поч и исключительно доместикационного порядка.

Шерстный покров у видов млекопитающих, принадлежащих к разным отрядам, богат изменениями в сходном, гомоморфном направлении, обнаруживая широкий параллелизм.

Длинношерстность появляется у собак, кошек, овец, коз, лошадей, у гибридов лошади с ослом, лам, кроликов, морских свинок. У крупного рогатого скота она, как известно, свойственна яку и его гибридам.

Курчавость наблюдается у собак, овец, лошадей, крупного рогатого скота, у верблюдов, свиней, причем нередко у разных пород одного и того же вида.

Бесшерстность, или потеря шерсти, наблюдалась у собак, овец, коз, крупного рогатого скота (летальная мутация), повидимому, у лошади, кроликов, прирученных крыс, мышей. В Пушкинском зверосовхозе



Фиг. 7. Три шейных позвонка гемпшира, цигаики, муфлона

родились две лисички с резко недоразвитой шерстью. Поразительный параллелизм наблюдался в результатах наследования признаков при скрещивании, как, например, длинные уши и рудиментарные уши при скрещивании у овец и коз дают очень сходные формы „гетерозиготных ушей“.

Безрогие, комолые формы свойственны крупному рогатому скоту, безгорбому в разных породах и горбому, а также якам.

Нами отмечен один интересный параллелизм в строении шейных позвонков мясных овец (гемпширы) с мясными кроликами. Дарвин отметил, что третьи шейные позвонки мясных кроликов уподобляются четвертым. Это же явление мы и наблюдали на овцах. Весьма вероятно такая же особенность и у других видов (фиг. 7).

Нам представляется, что разнообразие признаков у разных видов домашних животных далеко еще не исчерпано не только признаками физиологическими, но и морфологическими. Между тем для хозяйства более важна подобная систематизация признаков физиологических: как показал растениеводческий опыт, закон гомологических рядов применим и к ним. Так, для служебного собаководства следует дать ряд признаков в различных породах по типам нервной деятельности, для крупного рогатого скота—по признакам телосложения, по молочным качествам, с выбором не только расовых, но и индивидуальных откло-



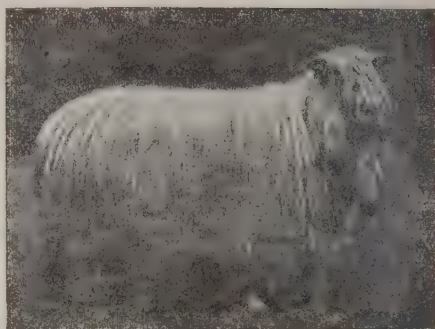


Таблица длинноволосости

нений. Примерно на основе этого закона, в аспекте лишь приведенных данных, мы можем ожидать или создать курчавого кролика, овец с уравненной шерстью среди курдючных, жирный хвост у коз, у которых был уже обнаружен длинный хвост, как и хвосты со значительным жиротложением.

Профессором Б. А. Кузнецовым (21) были обнаружены этим же методом аберрации „рекс“ у ряда пушных зверей; можно ожидать, что такие красочные аберрации будут найдены у разных видов, у которых они пока еще не были встречены. Во всяком случае несомненно, что масса интересных отклонений пропадает, не будучи зарегистрированными и отобранными.

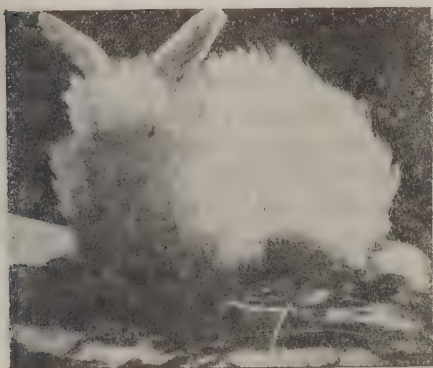


Таблица длинноволосости

При анализе трактуемого закона на домашних животных выяснились и новые моменты, недостаточно уточненные в растениеводстве, — это ряды стадий индивидуального развития и коррелятивные связи признаков.

Так, например, мы знаем, что у каракульской овцы курчавость появляется в одной из стадий онтогенетического развития, легкая курчавость свойственна жеребятam дикой лошади Пржевальского, тогда как полная мутация характерна для взрослых форм домашних лошадей, независимо возникших в различных местностях; если провести массовый анализ шкур домашних и диких ягнят, то, несомненно, найдем завитость во многих породах; гладкая шерсть, лежащие уши свойственны щенкам остроухих собак. Черная окраска романовской овцы существует лишь как одна из стадий и т. д.

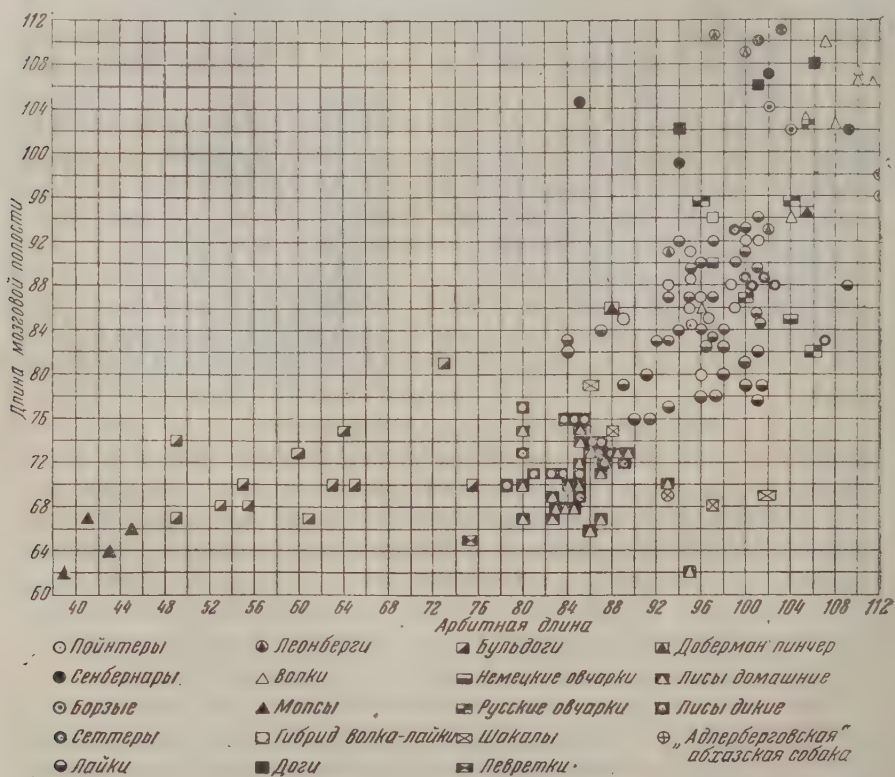
Таким образом, систематизируя признаки, мы не должны останавливаться на конечных состояниях признаков, но брать все этапы их развития. При этом обнаружится, что одни из них являются рекапитуляциями, другие, наоборот, новообразованиями. Во всяком случае

подобная систематизация изменчивости, если ею заняться вплотную, не может не дать значительных эффектов для будущей селекции, если мы не будем упускать из вида, что кроме параллельной изменчивости существует и другая, ведущая не к сходству, а к различию.

В рядах гомологической и параллельной изменчивости мы как бы имеем дело с несвязанными, с изолированными признаками. Но это только при поверхностном рассмотрении. На самом деле, и эти изолированные признаки имеют коррелятивные связи. Так, форма шерсти зависит от структуры кожи, комолость связывается с измененной структурой черепа. Иногда законы коррелирования вовсе не позволяют возникнуть признаку, который казалось мог бы иметь место.

### О некоррелированных и детальных признаках

Знание закона гомологических рядов и коррелирование признаков предостерегут селекционера от комбинирования таких, которые никак не могут скомбинироваться, по крайней мере судя по знанию истории и строения конкретной формы. Для иллюстрации ограничения



Фиг. 8. Корреляции признаков черепа у собак и диких псовых



в появлении признаков от коррелятивных отношений возьмем пример из наиболее известной нам области, из кинологической. Распределим черепа разных пород собак по решетке, как это показано на фиг. 8.

На таблице по вертикали отложена длина мозговой полости, а по горизонтали индексы орбитной длины к длине мозговой полости. Из собак взяты черепа следующих форм: пойнтеры, сеттеры, лайки, сенбернары, доги, борзые, немецкие овчарки, русские овчарки, леонбергеры, левретки, бульдоги, мопсы; из диких форм: подмосковные волки, шакалы, подмосковные лисицы и серебристо-черные, а также шакалообразная собака, пойманная в Абхазии и описанная Г. П. Адлербергом. Уже одно положение ее в этой таблице указывает, что она была шакалообразной не только по своему формату, но также и по кинологическим признакам.

Результатом анализа этой таблицы является то, что нет формы черепов у собак с короткой мозговой частью и длинной лицевой. Такие формы среди многочисленных пород собак не существуют, поэтому вся верхняя левая часть таблицы не заполнена.

Ведя дальше подобные рассуждения и строя аналогичные решетки по другим соотношениям, мы приходим к убеждению, что ряд признаков не поддается морфо-физиологической корреляции, а потому и возможность осуществления таких признаков мало вероятна (подобным методом вполне возможно выражать и различные соотношения формата животных).

К сходной категории явлений относятся и указания Дарвина на отсутствие собак с туловищем борзой и головой бульдога или же скаковой лошади с головой тяжеловоза.

Расшифровка причин невозможности существования таких форм помогла бы нам понять многие коррелятивные связи, сцепление звеньев которых для современной зоотехнии еще неясно.

Анализ признаков, производимый по закону гомологических рядов, показывает нам, как велико количество признаков, полученных человеком у домашних животных, и все же из законов параллелизма и гомологических рядов вытекает, что много признаков пока не реализовано.

Многие из реализованных у домашних животных признаков являются domestикационными, т. е. не встречающимися у диких животных, несмотря на то, что они кажутся стойкими и естественными.

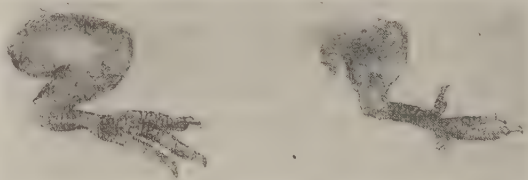
Среди домашних видов много случаев возникновения голых форм, бесшерстных. Однако среди птиц голых форм мы не встречаем. В силу этого представляет особенный интерес наличие неоперенных цыплят. Правда, эти цыплята никогда еще не рождались, но в яйцах они достигали почти полной степени развития.

Мне хочется остановиться на этой теме, используя проанализированные мною случаи развития голых цыплят как пример, совмещаю-

ций в себе законы параллелизма и корреляции. Такие цыплята развивались на бывшей Центральной станции по генетике сельскохозяйственных животных и с генетической стороны описаны А. С. Серебровским и С. Г. Петровым. Эти цыплята не выклеивались, перед вылуплением они погибали. Это явление рассматривается как летальное, т. е. бесперость как бы не дает возможности их нормального развития. Важно было выяснить причины, приводящие их к гибели, чтобы решить, что же вызывает их нежизнеспособность: самое ли проявление бесперости или же явления, сопровождающие или вызывающие ее. Собственно в этой детали мы имеем неполную бесперость, а рудиментарную оперенность, причем зачатки пуха в разной концентрации разбросаны в коже. Морфологический анализ подобных цыплят показал, что небольшой процент из них при желании мог бы быть выведен с помощью человека, большинство же должно гибнуть в силу ряда других аномалий.



Фиг. 9. Бесперый  
цыпленок



Фиг. 10. Конечности нормальные и измененные  
у цыпленка

малий, обнаруживаемых в прочих органах: желудке, кишечнике, зобных железах, в конечностях. Мы здесь даем несколько таких сопровождающих бесперость аномалий развития (фиг. 9 и 10).

Коротко опишу подобных цыплят.

1. Подклювье короче надклювья. На зачатках пуха не видно радиального расположения. Щитки на задней стороне ног недоразвиты. На шее пять пар долей зобных желез, недоразвитых, щитовидные крайне малы. Сердце сильно увеличено. Кишечник спался и ненормально короток. Левая нога нормальна. В правой — вместо берцовой и бедренной кости расположены последовательно две косточки: одна — более глубоко, другая — более поверхностно; глубокая более тонка. Тазобедренного сочленения нет, нет и ветлужной впадины, а кости соединены с тазом лишь мышцами.

2. Подклювье короче надклювья. В желточном мешке, довольно еще большом, наряду с желтком видна еще и желчь. Пушинки белые. На цевке щитки недоразвиты. Кишечник лентовидный, укороченный. Слепые выросты с ним сращены. Желчью окрашен и кишеч-

ник и прилегающие органы. Желудок с мускульными стенками, но и с очень большой полостью. Три пары недоразвитых долей зубной железы заключены в мощную жировую ткань.

3. Пушинки рудиментарного характера и на голове и на туловище. Желчный мешок ненормально велик. Задние конечности ненормальны. Цевки проксимально не сочленены со свободною, как обычно, голенью, а как бы входят в туловище, сочленяясь с бедрами. Зубная железа состоит из трех пар долей, к тому же недоразвитых. Жировая масса около них очень большая. Стенка мышечного желудка очень тонка. Кишечник укорочен и не имеет ясных слепых выростов. Желчный пузырь очень велик, и желчь окрасила кишечник и прилегающие органы.

Вскрытие конечностей обнаружило весьма странное, но вполне симметричное их строение. Цевки напоминают цевку пиявинов. Они широки, явно трехраздельны и коротки. Проксимально от них расположены вместо голени и бедра слегка изогнутые кости с маленьким проксимальным костным элементом, от которого идет сухожилие к дистальному концу (фиг. 11). Эту кость обозначим как кость *x*. Она не похожа ни на берцовую, ни на бедренную.

4. Пушинки узелкового типа редко разбросаны. Желточный мешок очень велик. Совсем оголены бока, шея и бедра. Задние конечности симметричны, но ненормальны. Они имеют лишь по одной проксимальной косточке, но более длинную цевку. Конечности подходят к вертлужной впадине. Мышцы начинаются на их дистальных концах и идут к тазу. Все мышцы своеобразны и гомологию их установить невозможно.

Не вдаваясь в подробности описания других подобных цыплят, постараемся обобщить наблюдавшиеся картины.

Основной признак всех цыплят „голость“, т. е. рудиментарное оперение. И самый факт их нежизнеспособности принято связывать с этим, наиболее бросающимся в глаза признаком. Но ясно, что их нежизнеспособность зависит не от этого явления, а от более важных причин, которые и указаны морфологическим анализом.

В описанных здесь фактах два явления имеют особый интерес.

Первое — это появление вполне оформленных образований новых костей конечностей, обозначенных через *x*, и второе — развитие тех ненормальностей во внутренних органах, которые и являются летальными, смертоносными. Явление аномалий в проксимальном отделе



Фиг. 11. Мутационно образовавшиеся косточки



конечностей было описано под именем фокомелии и известно кроме птиц и для млекопитающих (Landauer).

В этих случаях происходит не только недоразвитие костей, но их оформление. Косточки симметричны на обеих сторонах, совершенно определенной новой формы с проксимальным и дистальным сочленением, не похожим ни на сочленения бедра, ни на сочленения голени. Вместо прежних элементов возник новый элемент, который нарушил старые координации. Новые координации не создались и мышцы представляют здесь своеобразную массу, неспособную к нормальной работе. Анализ промежуточных вариантов показал, что их развитие в то или иное образование зависит от положения зачатка в целом организме, и в то же время развитие этого зачатка влияет на формирование окружающих элементов. То, что происходит здесь, очень напоминает развитие регенерирующих и трансплантированных органов (полимелия).

По второму вопросу—о причинах гибели—мы можем лишь сказать, что она связана с рядом явлений, среди которых первично обуславливающее начало выделить трудно. Может быть, это—недоразвитие щитовидной железы или зубных желез, так как было выяснено анатомически, что цыплята с недоразвитыми железами мало жизнеспособны, и теперь прощупывание у цыплят зубных желез вошло в практику отбора; может быть, первенствующая роль принадлежит не этим железам, а нарушению коррелятивных связей и ритма развития всего организма или его частей и заключается в наследственных свойствах клеток.

Мы считаем, что путем правильно поставленных экспериментов это со временем удастся узнать. Из явных причин гибели нам больше всего бросились в глаза такие признаки, как задержка всасывания желтка, желчные отравления, гипертрофия некоторых органов (сердце), ненормальные выделения почек, недоразвитие желудка, кишечника и пр.

Эти явления как будто бы сопутствуют рудиментарности оперения. Но поскольку они неоднобразны, то возможно считать, что единой прямой корреляции здесь нет. И, вероятно, нашелся бы небольшой процент случаев, когда данный „летальный“ фактор для подобных цыплят таким бы не оказался, т. е. некоторый процент голых цыплят достиг бы вылупления, а может быть, и взрослого состояния.

Изучение летальности имеет большое теоретическое и практическое значение. При подробном анализе разных леталей мы, вероятно, сумели бы проникнуть в существо дисгармоничности развития в новые филэмбриогенезы и выяснить факты, способствующие его проявлению. Практически оно важно тем, что позволит различать истинные летальные и „семилетальные“ явления, основанные на присутствии

вредных генов у производителей, от явления аномалий, появляющихся иногда вследствие случайных причин: механических повреждений, болезней и т. д. При известных болезнях, как например бруцеллозе, часто бывают выкидыши, из которых некоторые обладают несомненно значительными аномалиями. В таких случаях путем анализа необходимо выяснить характер аномалий и их причины для того, чтобы выбраковывать производителей, не имеющих в себе генов летального характера.

Летали другого порядка, не связанные, как у цыплят, с появлением нового признака, обнаружены у всех видов домашних животных и выражаются в весьма различных формах. Я остановлюсь на двух случаях, мною анализированных. Среди овец летальными и семилетальными оказываются серые каракули (ширази), а также серые ягнята и ягнята некоторых других пород в том случае, если они по данной окраске гомозиготны. Генетически теперь это явление изучено довольно полно. Морфологически пока плохо. В некоторых случаях летальность у овец объясняется изменением передних частей желудка (рубец, сетка) — это „обдымки“, „кобдыши“; в других случаях нежизнеспособность ягнят зависела от невыясненных пока причин. Ягнята с ненормальным желудком живут до тех пор, пока питаются молоком, но когда переходят на травяной корм, то погибают. Представленный мне для анализа материал по ширази (В. Н. Дьячковым и Б. Н. Васиным), по желудкам, не выявил, однако, заметных изменений в соотношении отделов. Это указывает на то, что здесь нужно было искать причин в чем-то ином. Другой пример дают летали в породе прекос, констатированные в значительных количествах Я. Л. Глембоцким, — это „старчаки“ — ягнята с неподнимающейся вверх головой, т. е. не могущие сосать матку. Произведенный нами анализ шейной области этих ягнят показал ослабленность шейной мускулатуры, но в то же время полную подвижность всех шейных позвонков. Таким образом эта распространенная леталь, как мы думаем, не связана с глубоким органическим необратимым пороком.

### О способах филогенетических изменений

В изложенном выше приходилось уже касаться онтогенеза животных как иллюстрации коррелированного и некоррелированного развития. Как бы ни были близки в своем родстве особи, развитие которых мы сравниваем, всегда в их онтогенезе найдем некоторые различия. Наследственность, выраженная в индивидуальном развитии палингенезом, представляет единство исторически унаследованного пути развития и тех или иных моментов, отклоняющих, т. е. изменчивости. Современная эволюционная морфология анализирует в онто-

незе эти оба взаимодействующих фактора — наследственность и изменчивость.

У домашних животных это яснее, чем у диких форм. На их примерах, при анализе новых признаков, мы можем еще учитывать и фактор времени, поскольку эти признаки возникли в культуре и теперь возникают на наших глазах как мутации и комбинации. Эволюционная морфология до сих пор мало занималась особью как целым, но много уделяла внимания стадиям развития одинаковых органов различных животных и на этом этапе достигла возможности сформулировать морфологические закономерности эволюционного процесса. Здесь мы должны на первом месте поставить теорию филэмбриогенезов. Под ними Северцов понимает изменения, происходящие в онтогенезе и нарушающие течение исторического хода развития, с отражением на строении органов взрослого животного. Филэмбриогенезы указывают, что изменения органов (и признаков, как мы считаем) происходят путем возникновения в онтогенезе изменений прогрессивного или регрессивного характера, происходящих по различным способам<sup>1</sup>: изменения в самых ранних стадиях (архаллакис), в средних стадиях (девиация) и конечных (анаболия, аббревиация). Другими словами, обнаружено, что палингенетический процесс при эволюции претерпевает изменения одним из указанных способов, а это в результате и создает в историческом развитии все разнообразие животного мира.

Домашние животные представляют в этом отношении особый интерес, так как их признаки в значительной мере генетического порядка. Для многих из них известны гены, но самый способ действия их на осуществление признака в онтогенезе мало выяснен.

Ряд примеров возьмем из наших исследований как в отношении внешних, так и внутренних признаков. Многие из таких признаков, особенно внешних, довольно хорошо изучены генетически, но еще далеко недостаточно морфологически.

Генетический анализ захватил здесь не только субстантные признаки (окраски), но и структурные. Для нас наибольший интерес представляют последние, а, кроме того, конечно, и внутренние признаки „количественного“ порядка, которые не захвачены еще генетическим анализом. Остановимся здесь на немногих. Возьмем для примера явления длинноухости и корноухости у овец. Генетический анализ дал здесь (по Б. Н. Васину) картину наследования как у овец, так и у коз (22). Признаки эти встречаются у многих пород овец СССР. Насле-

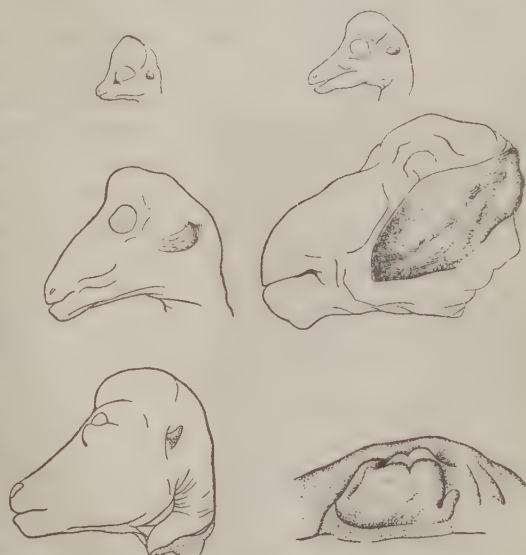
<sup>1</sup> Подробнее об этом изложено в книгах Северцова „Этюды по теории эволюции“ и „Морфологические закономерности эволюции“ (немецкая). Других авторов, разрабатывавших способы изменений, как то: Франца, де-Беера и более ранних, мы не касаемся.



дуются по промежуточному типу. У гетерозиготных особей (*Aa*) ухо стреловидно и укорочено на  $\frac{1}{2}$  нормального. Края уха закручены внутрь и иногда срastaются. Полная безухость (*aa*) для различных пород выражается различно, т. е. или ушной раковины вовсе нет, или она все же достигает 1 см у короткоухих пород, у длинноухих — 2—4 см длины. У северных короткохвостых процент безухости мал, равняется 0.1 %. У кавказского мазех составляет 50%. Васин считает, что в гене *a* безухости мы находим у овец и коз генетический параллелизм. Таким образом мы видим, что генетиками констатированы гены, обуславливающие форму ушей, и то, как они, судя по признакам, ведут себя в первом и других поколениях. Нас же интересует, какими „способами“ формируются в онтогенезе подобные различные формы уха. Пока мы имеем для такой эмбриологии еще неполные стадии (фиг. 12). Но поделимся все же тем, что к данному времени собрали.

Наш анализ позволил сопоставить в признаках три формы наружного овечьего уха: длинное висячее, стоячее дикого типа и рудиментарное.

Каждая форма имеет свои стадии развития, свой онтогенез. Первые стадии для длинного и нормального уха нам известны. Они очень схожи по форме зачатков.



Фиг. 12. На четырех верхних рисунках видны последовательные стадии развития эмбрионального длинного уха; на двух нижних — рудиментарное ухо 21/2-месячного эмбриона

Это — широкое кольцевое основание и небольшие выросты в форме треугольника, прикрывающие слуховые отверстия.

К сожалению, ранних стадий рудиментарного уха мы пока не нашли. Первые этапы развития длинного висячего и стоячего уха — одинаковы. Но в то время, как в нормальном ухе замечается внутренняя дифференцировка, все ткани длинного уха продолжают расти, что особенно хорошо заметно на периферии его хряща. Таким образом длинное ухо обгоняет рост короткого. Но одно растет пропорционально своей голове, всему животному; другое — относительно быстрее и опережает „норму“ своим удлинением и повисанием (фиг. 12).

Имеющаяся у нас стадия рудиментарного уха показывает, что

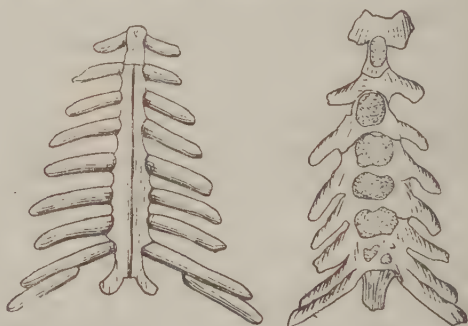
это не просто остановка в развитии, как это хотелось бы объяснить, но иная форма, иное направление роста.

Здесь как бы произошла утеря способности создания нормальной формы, и „длинная“ лопасть наружного кильцевого основания уха прекратила рост в длину, т. е. рост треугольником, и несколько уподобилась в росте и развитии своей противоположной по отношению к слуховому проходу части. Хрящевая основа ушной раковины продолжает развитие, но не в длину, а в толщину. Она рано покрывается надхрящницей; рано дифференцируется кожа, покрывающая ухо, и в ней продуцируются волосные зачатки. В результате появляется образование, изображенное на фиг. 12.

Как видим, здесь внешне формально наблюдается остановка развития, но на самом-то деле произошло изменение зачатка и ранней стадии развития, так как именно для ранних стадий развития слуховой раковины уже характерно выступление дорзального края основного кольца. Таким образом такие „генетические“ признаки, как уши, дают нам возможность сказать,



Фиг. 13. Грудина муфлона



Фиг. 14. Развитие грудного аппарата овцы

что их мутационные, или в иных случаях комбинационные, изменения происходят по способу архаллаксисов (рудиментация) и по способу анаболий. Однако последний пример при внешней аббревиации совмещает и черты архаллаксиса.

В качестве второго примера филэмбриогенеза возьмем вновь развитие курдюка. Анализируя здесь расхождение признаков в онтогенезе, обнаруживаем, что на самых ранних стадиях в моменты сегментации тела определяется будущий хвостовой орган (23). В случае образования тощего или жирного хвоста в этой области расположена уже иная по наследственным свойствам ткань. Формообразовательные процессы или идут нормально, сегментируя весь хвост по его длине, или же ускоренное развитие ткани, происходящее у корня

хвоста, отвлекает к себе нервы и кровеносные сосуды и тем нарушает нормальную сегментацию.

Новыми свойствами ткани, окружающей корень хвоста, мы склонны объяснить разные результаты, вытекающие из развития хвоста. Для филэмбриогенезов хвоста характерно, что одновременно выражены два противоположные процесса: палингенез и неогенез. Палингенез заключается в провизорности спинного мозга, нервов, спинной струны; неогенез — в иных свойствах ткани, быстрое увеличение которой как бы отвлекает в иную сторону формообразовательные процессы и заимствует часть материалов на новое построение, благодаря чему свободная часть хвоста при образовании курдюка претерпевает редукцию. И сама редукция его идет по способу, установленному Северцовым, — по способу афанизии, когда орган закладывается, а затем исчезает.

Таким образом в филэмбриогенезах хвостового отдела мы находим изменения, возникшие по способу архаллактических мутаций. В данном случае изменение генетически трактуется как зависимое от полимерных генов.

Третий пример опять-таки возьмем из своих материалов по развитию грудного аппарата у овец. Ниже помещены фотографии грудин баранов: дикого муфлона и современного мясошерстного гемпшира. В последней грудине основными отличиями служат ее ширина, дополнительные элементы сегментов и их парность.

Эти признаки характерны для данной породы (фиг. 13, 14 и 15).

Каким образом возникает при развитии такая своеобразная структура?

По нашим эмбриологическим данным здесь мы имеем отличия в парности центров окостенений, которые, вероятно, обуславливаются более поздним схождением обеих половин грудины в онтогенезе, связанном с изменением развития при „скороспелости“.

Последний эмбриологический пример генетического признака взят нами из работ нашего отдела (А. А. Терентьева) „Закладка и развитие шерсти курдючных овец“. Уже много было поставлено скрещи-



Фиг. 15. Грудина гемпшира



Фиг. 16. Закладка шерсти у курдючной овцы



ваний тонкорунных овец с грубошерстными. Но пока еще мы сами не имеем сравнительного материала и даем только то, что удалось выяснить для курдючной овцы (фиг. 16).

Судя по предварительным исследованиям, в закладке руна мериноса групповое расположение волос сохраняется, что характерно также и для курдючных овец, но эти группы однородны.

Онтогенетическое развитие признаков, хотя бы на разобранных примерах, показывает нам, что трансформизм, эволюция домашних животных совершается теми же способами, что и всего животного мира. Так, в развитии наружного уха мы можем видеть явление анаболии, т. е. надставки в развитии, заключающейся в более длительном сохранении эмбрионального, менее дифференцированного состояния данного органа. В рудиментарном ухе мы имеем формально „остановку в развитии“ или аббревиацию. Однако, как мы подробнее рассмотрим, это не просто остановка, а задержка развития нормальной формы, обусловившая иной ход в направлении все продолжающегося развития, с ограждением в себе процесса развития соседней части, т. е. *tragus*, слуховой раковины.

Обе формы „доместикационного“ уха, курдюк, „жирный“ хвост и др. возникли как мутации в недавнее время. Это те мутационные признаки, над которыми работает генетика, и мы вправе с точки зрения эмбриологического анализа сказать, что это за формы мутаций. Я предлагал их называть так (26): мутация удлинения уха—анаболическая, мутация корноухости—аббревиационная, поскольку формально мы здесь констатируем все же задержку развития.

Курдюк возникает как мутация уже путем изменения самых начальных стадий развития хвостовой области, т. е. путем архаллаксиса, и коррелятивно эта тканевая мутация отражается на свободном хвосте, переводя его в рудиментарное состояние и вызывая коррелятивно усиленное развитие на нем шерсти. Таким образом, в этом органе мы видим и пример архаллактической мутации и пример эмбрионально нарушаемой прежней корреляционной цепи. Архаллактическая мутация имеет место у овец при образовании тонкого руна.

Третий пример развития грудного аппарата дает нам картину мутации иного порядка. Мутация реализуется на средних стадиях эмбриогенеза данного органа, когда окостенения возникают в виде парных островков. Эта мутация обусловлена, конечно, и ходом предшествующих стадий развития. Но ее, согласно констатированной картине, мы можем назвать мутацией девиационной. Что же касается расширения грудины, то это явление зависит от общего склада особей данной породы, и его мы рассмотрим несколько ниже.

Таким образом введение в генетику этих терминов невольно заставляет рассматривать признак и орган не формаль

но стационарно, а как сложный онтогенетический процесс.

В настоящее время наметился определенный сдвиг и у самих генетиков. В этом отношении заслуживают внимания работы по сравнительному развитию глаз дрозофилы (Медведев) (24); по теоретическому анализу действия генов в онтогенезе (Камшилов) (25), по трансплантации яичников и глаз дрозофилы Эфруси (Ephrussi) и Бидль (Beadle).

В 1933 г. впервые были мною подняты эти вопросы (26). При изучении развития признаков следует отдать преимущество домашним животным, у которых все доместикационные признаки новы. Это как бы последнее слово в эволюции, и поэтому мы предложили называть их появления в индивидуальном развитии неогенезом, т. е. генезисом, изменяющим древний палингенетический процесс. Естественно, что неогенез является одним из проявлений филэмбриогенеза, но последним мутационным, после которого не происходило других изменений. Неогенезу мы можем противопоставить архогенез, т. е. изменения признаков, бывших до неогенеза. Древние признаки, не имеющие альтернативности, не могут быть подвергнуты генетическому анализу. Неогенезы прежде всего характерны для доместикационных признаков.

Мы говорили пока о развитии отдельных признаков, но среди доместикационных изменений ряда животных мы имеем изменения более всеобщего характера, как, например, изменения формата в смысле его общего расширения, что характерно для мясных пород. Как могли возникать подобные изменения? О них лучше сказать по их скелетам. Поскольку скелет определяет весь формат животного, мы имеем в нем и внешне выраженные признаки этой ширины. Естественно что такому скелету соответствует и определенная мускулатура и все внутренние органы. Расшифровка этого состояния должна идти в направлении более тонкого морфогенетического анализа. Из ряда исследований по скороспелым мясным породам мы знаем, что мясные части у овец развиваются преимущественно в постэмбриональном онтогенезе. К ним относятся: поясница, крестец, проксимальные части конечностей. Таким образом скороспелая порода обгоняет примитивную развитием позднее созревающих частей.

Большой интерес представляло бы сравнительное изучение эмбрионального развития подобной мясной породы, промежуточной и полудикой.

Мы в праве ожидать, что подобный анализ поможет нам понять, какие изменения наступают у зародышей и в какие стадии развития, которые и определяют формы этих животных мясной производительности. Однако собрать подобный материал нам не удалось. Вообще нужно признать, что до сих пор у нас ничтожно малое внимание

уделялось зародышевому развитию домашних животных. Так, в доступной нам литературе не только нет исчерпывающей эмбриологии домашних животных, но нет и так называемых *Normen Tafeln*<sup>1</sup>, кроме как по свиньям. Между тем мы должны иметь такие атласы и сводки не только по овце вообще, но и по сравнительному развитию пород овец и других видов домашних животных. Только общий анализ развития всех органов и признаков эмбриона по стадиям может нам дать специфику каждой из стадий со всеми ее индивидуальными отклонениями, на которые в ряде случаев указывает Кейбель в своих „таблицах“.

Еще в 1932 г. на Всесоюзной конференции по планированию генетики были выдвинуты вопросы эмбриологии в связи с необходимостью изучения проблемы роста, которая без знания эмбриологии не может быть разрешена. Тогда была отмечена необходимость изучения особенностей развития, начиная с яйца, как по сравнительному развитию конституционных типов, так и по сравнительному развитию рас, особенно скороспелых и позднеспелых.

Механика развития и экспериментальная эмбриология анализируют отдельные этапы развития органов и признаков. Нормальная и экспериментальная эмбриология помогла доказать значение взаимодействия частей развивающегося зародыша. Она доказала важность гормонального воздействия материнских и зародышевых эндокринных желез на рост и дифференцировку. Она показала, на каких стадиях вступают в действие те или иные эндокринные агенты (щитовидной и зобной желез), но это сделано на очень немногих формах (из сельскохозяйственных объектов лишь на свинье<sup>2</sup>, и поэтому поле работы очень обширно.

Между тем, для того, чтобы управлять развитием, нужно знать во всех деталях процесс самого развития. Поэтому составление указанных „нормальных таблиц“ по типу уже существующих немецких должно явиться нашей неотложной задачей. Но эти „таблицы“ должны иметь нашу советскую специфику: в них уже должны быть отражены и современные достижения экспериментальных наук; в них должен быть максимально вложен синтез биологических наук, так или иначе связанных с изучением домашних животных. Многое сюда должно войти и из установок академика Лысенко, разработанных на менее сложных растительных объектах. Развитие органов, групп органов, их признаков и свойств идет на основе отдельных стадий развития (биологически необходимых этапов в жизни организма). Последние в свою очередь развиваются во взаимодействии с биологически требуемыми ими особыми условиями их существования (27). Разграничение „условий существования“ от „факторов воздействия“ может быть приложено и к развитию животных.

<sup>1</sup> Имеются в виду все выпуски „*Normen Tafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*“ под редакцией профессора Кейбеля.

<sup>2</sup> По Мицкевичу из сборника „Рост животных“, 1935.



Если мы возьмем стадии зародышей, хотя бы млекопитающих, то для их нормального развития, т. е. реализации возможностей генотипа, нужны определенные условия существования, даваемые, матерью.

Каждая стадия имеет специфику своего роста и дифференцировки. Скороспелая порода в одинаковых стадиях с позднеспелой требует иных условий для развития, чем последняя. Знание специфики условий стадийного развития явится базой для управления индивидуальным развитием.

Очень горячо и убедительно о громадном значении методологически правильного изучения онтогенеза пишет Б. П. Токин (28): „управлять животным и растением — это значит суметь вмешаться в ход онтогенеза, в наследственные закономерности организма, закономерности изменчивости, закономерности сообществ, закономерности эволюции. Но вмешательство в ход онтогенеза



Фиг. 17. Рентгеновский снимок зародыша ягненка

предполагает точные знания, какие закономерности более лабильны, какие более стойки и носят более глубокий отпечаток своей филогенетической истории. Нужно знать, во что вмешиваться, как вмешиваться и зачем вмешиваться" (стр. 16).

Глядя на беременное животное и зная время покрытия, мы должны как бы видеть зародыш в матке, знать его состояние и сообразно этому состоянию давать матери условия содержания, соответствующие данному возрасту, так же как создают условия для молодняка в его постэмбриональном развитии. Только зная морфологическое и физиологическое состояние каждой стадии, возможно воспитать хороших производительных животных. Пока мы знаем (и то лишь в общей форме), что ослабленное питание зародышей в утробный период создает эмбрионалистические формы; такое же питание молодняка — неотенические.

Для иллюстрации последних соображений приведу, за неимением пока в нашем распоряжении эмбрионов разных пород одного вида животных, рентгеновские снимки зародышей ягненка и теленка одинакового размера. Ягненок имеет приблизительно возраст 2 мес., теленок —

3 мес. Размер головы обоих — 40 мм, размер прямой длины туловища теленка — 93 мм, ягненка — 90 мм. Вес по 60 г. Пропорции конечностей весьма сходны (фиг. 17 и 18).

Беременность у коровы вдвое дольше, чем у овцы. Ставится вопрос о том, насколько сильнее выражена дифференцировка скелета обоих зародышей. Снимки отвечают на этот вопрос. У обоих зародышей окостенения охватили гомологические части; однако, величина окостенений у ягненка несколько сильнее выражена, чем у теленка, но не одинаково в разных элементах. Наиболее заметно различие в метаподиях. По внешнему развитию ягненок несколько более развит по ряду признаков: по векам, ушам, закладкам вибрисс. В остальном они очень похожи друг на друга. Дифференцировка органов у обоих выражена. Период интенсивного морфогенеза остался позади, оба на-

ходятся в периоде преимущественного роста. При дальнейшем развитии от стадии к стадии происходило бы увеличение и более детальное оформление органов.

Шмальгаузен (29) в своих работах подробно останавливался на взаимоотно-

Фиг. 18. Рентгеновский снимок зародыша теленка

ношении между нормой роста и дифференцировкой. Он констатировал, что рост органов падает при их усиленной дифференцировке, причем скорость дифференцировки есть величина постоянная, измеряемая отношением скорости роста индифферентных масс к константе роста, последняя есть  $K = \frac{1}{\varepsilon}$ , где  $\dot{v}$  — скорость дифференцировки и  $\varepsilon$  — скорость роста индифферентных тканей. Автор установил на птицах, что, большая форма дольше растет и медленнее дифференцируется. Это мы видим и на примере скелета теленка и ягненка, где фактор массы, т. е. величина закладки, влечет за собой пропорциональное изменение величины тела на всех стадиях развития. Из анализа явлений роста и дифференцировки вытекает указание на ритм развития. Ряд авторов, в том числе и Шмальгаузен тоже говорят о таком ритме развития органов и целого как у птиц, так и у млекопитающих. При этом отмечались моменты депрессии, напряжения и периоды затухания.

Причинами подобного ритма, по мнению Хэммонда и Тальбота, является изменение функции: новая функция разрушает физиологичес-

ский баланс, прежде существовавший. Если это так, то функция может изменить пропорции не только той части, на которую она воздействует, но также других частей тела согласно стадиям развития, достигнутым ими.

По исследованиям Нидгэма периоды депрессии явно совпадают с периодами максимального накопления некоторых продуктов обмена в эмбриональном организме.

Хэммондом на овцах было подмечено, что при недостаточном питании не все части одинаково страдают и несут следы недокорма матери, но что части с ранней фазой роста наиболее выигрывают при этих условиях (причем автор объясняет это борьбой частей при развитии).

Указанные факты имеют значение для понимания условий существования эмбриона, так как в зависимости от изменения этих условий на той или иной стадии могут получаться различные результаты, несмотря на сходные или тождественные генотипы.

Хэммонд на изучении скелета овец пришел к заключению, что возрастание или убывание общих размеров действуют на пропорции скелета по определенным путям и что многие изменения пропорций различных видов одного рода объясняются этой основой.

На собаках это же утверждение было обосновано Вагнером (Wagner, 1930) и отчасти Клаттом.

Некоторые моменты по ритму развития крупного рогатого скота возьмем из работ нашего отдела (Андреева). Анализируя у разных представителей крупного рогатого скота длину отдельных костей конечности, автор пришел к выводу, что у эмбрионов *Eas taurus* относительная длина плечевой кости изменяется. В раннем возрасте эмбриона эта „кость“ длинна, затем к рождению задерживается в развитии и после рождения снова удлиняется.

Пястная „кость“ у маленьких эмбрионов, 1—1½-месячных, относительно мала, в 3—5 месяцев достигает большей относительной длины, чем у взрослых, и в постэмбриональный период задерживается в росте. Остановки в изменении пропорции на определенных ступенях в случае их наследственности могут обусловить расовые и видовые различия.

Касаясь периодики роста скелета кроликов, Хаммар говорит, что между скелетом в целом и его составными частями существует сильно выраженная корреляция веса. Но грудная кость, ребра, хвостовые позвонки и лапы в постпуберальный период приобретают большую самостоятельность. Череп мало варьирует по периодам. Хвостовая часть позвоночника во всех периодах заметно варьирует и лишь в препуберальный период наибольшее варьирование падает на передние лапы.

Из последних примеров развития скелетных элементов вытекает, что это развитие имеет свои ритмы для отдельных костей, ритмы, не сходные у разных элементов и разных пород.



Из той же работы Андреевой мы знаем, что различия пропорций скелета конечностей характерны для видов *Bovinae*. Так, наименьшую длину метаподий (пястья, стопы) имеют *Bisones*, и потому можно предполагать, что (пока эмбриологически этого не исследовали) короткость этих костей вытекает из иного ритма развития, чем у *Bos taurus*. Укороченность плечевой кости у культурных пород скота тоже, вероятно, определяется им свойственным ритмом. Отсюда возникает вопрос, не можем ли мы нашими воздействиями на разные стадии изменить в желательном направлении пропорции. О том, что такое изменение пропорций, возможно, говорят нам явления эмбрионализма и неотении.

Подводя итоги сказанному, мы можем, оперируя приведенными отрывочными данными, еще раз сказать, что мы разумеем под понятием стадий и какие открываются дальнейшие перспективы для работы в этом направлении.

В развитии домашних животных мы начинаем изучение с зиготы, получившейся в результате слияния разнородных родительских плазм не только при гибридизации, но и при чистом разведении. Развивающаяся особь, проходя все стадии, реализует через взаимодействие родительских плазм свои возможности. Они заключаются первоначально в контактном взаимодействии частей, затем в установлении различнейших координационных связей как результата исторического развития. Каждая стадия характеризуется своими связями всех различных видов координаций. Помимо контактных и гормональных воздействий, несомненно, и функциональные корреляции тоже имеют место даже в эмбриональном развитии, так как эмбрионы находятся в движении. Следовательно, влияние сокращения мускулатуры уже тогда оказывает свое действие на скелет, в то время как на ранних стадиях, повидимому, скелет более определяет развитие мышц, чем наоборот.

Палингенетический процесс развития со всеми своими наследственными координациями и корреляциями с выявлением рекапитуляций, с отражением всех предшествующих филэмбриогенезов, прерываемый неогенезами мутационного или комбинационного характера, определяет реализацию генотипа.

Все сказанное о морфологических онтогенезах совершается лишь в определенных стадиях. Для каждого комплекса органов и признаков есть свои стадии с их ритмами формирования (рост и дифференцировка). Состояние этих зачатков составляет целое, характеризующее данную стадию. И только эта стадия, с ее „организационными“ специфичностями частей и целого позволяет развиваться определенным зачаткам. Например, только на определенной стадии целого возможны закладки и развитие окостенений. Но по времени развития эти стадии различны у разных видов и у разных пород. Эти особен-

ности расостатдий нам и необходимо изучать, но нельзя забывать, что превалирующее значение в деле овладения онтогенезом все же принадлежит не морфологии, а физиологии.

### Об изучении интерьера

В изучении интерьера домашних животных мы имеем различные направления. Они касаются как взрослых форм, так и эмбрионального состояния. Об эмбриональном изучении было только что сказано, остановимся теперь на изучении преимущественно взрослых форм с точки зрения их видовой и расовой специфичности. Наибольшее внимание в последарвиновский период было уделено скелету, особенно же черепу. Здесь методический уровень работ достиг большой высоты. Но нельзя не отметить, что динамическое отношение к черепу, в смысле изучения его в развитии, в онтогенезе началось совсем недавно. И это направление в значительной мере оправдало краниологию как отражение на одной из легко доступных изучению частей животных многих процессов (наследования, формообразования), которые протекают во всем организме<sup>1</sup>. Кроме того, как выше подчеркивалось, скелет весьма сильно реагирует фенотипически на внешние воздействия и дает поэтому возможность определить степень внешних воздействий на животное. Это воздействие, наряду с функционально зависимыми структурами костяка, позволяет в анализе интерьера доходить до их точнейшей микроструктуры, решая вопрос о пре- и постфункциональных свойствах этих структур.

В область нашего исследования входило до сих пор изучение макро- и микроструктур костей, преимущественно овец. Из ряда других работ мы знаем микроструктуры эндокринных желез, мышц и других органов. Выяснение структур костей сельскохозяйственных животных шло в связи с систематическим положением особей данной группы, с их конструкцией, производительностью и экологической обусловленностью. В дальнейшем перед нами стоит вопрос о зависимости структур костей домашних животных от их функционирования, так как без знания этой зависимости суждение об эволюции костяка не имеет достаточно прочной опоры. Между тем костяк домашних животных является наилучшим реагентом на всякое изменение условий содержания, особенно же питания.

Нам удалось частично ввести сравнительный микроанализ костей разных пород овец и диких баранов, а также сравнить структуры костей у лошадей быстрого и медленного аллюра с уцелевшими дикими лошадьми (*Equus przewalskii*) в Аскания-Нова. Здесь мы лишь скажем о методе, каким проводился микроанализ специально на пястных и стопных костях (метоподиях).

<sup>1</sup> Имеются в виду труды Браунера, Хильсгеймера, Малигонова, Боголюбского и др.

Первый этап — сравнение сечений этих костей у диких форм, малокультурных и культурных, разной производительности (фиг. 19).

Второй этап — определение питания кости на основе расположения, количества и диаметра гаверсовых каналов (фиг. 20).

Третий этап — выяснение характера тончайшей волокнистости в костных пластинках при помощи поляризационных лучей (фиг. 21).



Фиг. 19. Сечение метаподий. 4 форм диких, малокультурных и культурных

Рисунки взяты из работ Е. Г. Андреевой (30) и иллюстрируют лучше слов различия структур. У шропширов и гемпширов по сравнению с малокультурными и дикими формами большая мозговая полость, овальное сечение и меньшее число гаверсовых каналов на единицу площади. У овец и лошадей находим параллелизмы подобных структур.



Фиг. 20. Распределение гаверсовых каналов у шропшира и туркменской овцы

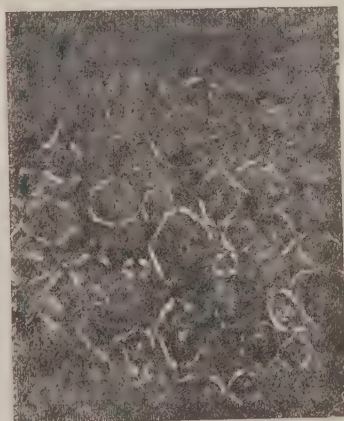
Как известно из работ Цеддиеса (Zeddies), лошади быстрых аллюров характеризуются подобно диким баранам, примитивным и шерстным овцам округлым сечением метаподий, а лошади медленных аллюров (шаговые) — расширенным, овальным сечением, подобно мясным породам овец. У первых сильно преобладает параллельный тип



волокнистости, у вторых — циркулярный. Для нас представлял большой интерес тип волокнистости, характеризующий дикую лошадь. Для этого были исследованы в поляризованном свете кости двух маток 16 и 10 лет. Одна из них была вывезена в 8-месячном возрасте из Монголии, другая родилась в Аскания-Нова от вывезенной из Монголии. У этих двух особей картина получилась с затемненными полями гаверсовых систем, что характеризует преобладание параллельной волокнистости, т. е. она позволила сблизить этих лошадей с формами быстроаллюрными. Иная структура обнаружена у третьей матки (Андреева).

Тончайшая структура костей мясных культурных овец характеризуется преобладанием остеонов с циркулярной волокнистостью, тогда как у некультурных и шерстных наблюдается преобладание параллельной волокнистости.

Этот метод в дальнейшем будет применен к анализу наших пород овец и других видов домашних животных СССР. Так как имеются данные, что на тип структуры могут влиять условия содержания животных, то важно выяснить, имеется ли здесь параллелизм в наследственной и благоприобретенной структурах, и если да, то до какой степени наследственность ограничивает норму изменчивости структуры фенотипа, или же, как видим на примере лошадей, структура (повидимому наследственная) связана с разной производительностью и конституцией и уже сильно изменяться фенотипически не может. Пожалуй, наибольшее практическое применение этого метода может быть распространено на эндемичные конские породы СССР, с этой стороны совсем не изученные.



Фиг. 21. Фотография кости в поляризованном свете (Е. przew)

### 0 комплекции

В последарвиновский период, особенно за последние 30 лет, перешли к изучению внутренних органов домашних животных с точки зрения эволюции их конституциональных признаков. Если под конституцией подразумевать, как это принимает Дюрст (Duerst) (31), учение о *habitus'e*, темпераменте и комплекции, т. е. внутреннем сложении животных, то для нас наибольший интерес представляет последняя составная часть учения о конституции, которую мы и называем комплекцией.

Изучение комплекции шло и идет в трех направлениях.

Первое направление берет небольшое число особей, но подробнейшим образом анализирует в сравнительном аспекте и в возрастной динамике.

Второе направление стремится охватить наибольшее число особей по сравнительно небольшому числу органов.

Третье направление изучает комплекцию не организмов, а только их определенных органов, что все же позволяет давать характеристику формам по органам и их систематическому положению и экологическим особенностям.

Первое направление выразилось в обстоятельных трудах Дональдсона (Donaldson) по крысам, Хаммара—по кроликам, Хэммонда—по овцам, Клатта (Klatt) (32)—по собакам, Дюрста—по крупному рогатому скоту, и др.

Второе направление отразилось в различных немецких диссертационных работах, собранных Дюрстом и посвященных некоторым органам сельскохозяйственных животных западноевропейских пород, а также в японских работах по собакам (Сато).

Третье направление—в работах Гессе (Hesse) и его последователей, остановившихся на подробном изучении сердца позвоночных.

Я очень коротко останавлиюсь на характеристике каждого из них.

Первым по времени, но не по значимости трудом явились многолетние исследования Клатта. В них автор подверг тщательному анализу в весовом, линейном и отчасти морфологическом отношении различных представителей диких *Canidae*: волков, шакалов, диких лисиц и лисиц, родившихся в зоопарке. С этим материалом он сопоставил разные породы домашних собак. Сравнивал Клатт по скелету, мышцам, мозгу и некоторым другим органам. В результате он дал картину доместикационных изменений, приобретаемых животными при жизни в неволе, при одомашнении. При этом он констатировал наличие изменений уже в первых поколениях у лисиц зоопарков в мускулатуре, мозге, черепе и других органах. Но следует сказать, что материал его был мал, и поэтому далеко не все выводы имеют доказательный характер. Методологически работа носит несколько механистический характер и направлена против генетики того периода, заметно солидаризируясь с теорией Гольдшмидта об энзимной природе генов.

Огромный труд Хэммонда представляет для нас исключительно большой интерес. Всю работу он строит на небольшом числе особей следующих пород овец: суффолькской, соутдаунской, линкольнской, уэльской—как высококультурных, шотландской и соай—как примитивных.

Автор весьма подробно излагает возрастное развитие двоен, троен и единичных ягнят из помета указанных пород. Он анализирует в весовом и линейном отношении все изменения, связанные с полом и возрастом, вычисляя по различным показателям изменения животных.

Подробно он остановился на скелете и мясных свойствах, давая микроскопические картины в строении мышц.

Для творчества Хэммонда, более чем для других авторов, характерны эволюционные тенденции наряду с разрешением вопросов, важных для практического животноводства, как то: рост и развитие, качество мяса и пр. Эволюционные моменты у него связаны с анализом доместикационных изменений, наблюдаемых как в формате, так и в анатомических чертах строения. Мы уже не раз ссылались выше на некоторые из его положений. Для его научного мировоззрения характерно допущение не генетических трактовок в наследовании ряда признаков.

Метод, которым пользуются Хэммонд и другие авторы, работающие по конституции,—это метод весового и линейного соотношения органов как по отношению к общему (живому или убойному) весу, так и по отношению органов друг к другу,

Другое направление в изучении комплекции, основанное на более массовом материале, имеет место и в СССР. Оно отправляется от зоологических, зоотехнических и технологических позиций, поэтому и имеет свою специфику.

Задачи его состоят в том, чтобы выяснить морфофизиологические особенности данного вида или данной породы животного по индексам внутреннего телосложения подобно тому, как формат, экстерьер сравниваемых животных определяется по индексам наружных статей. Индексы в таких случаях берутся по разным органам по отношению их массы к живому весу животного. Органы, имеющие значимость по линейным размерам, тоже относятся к тому или иному линейному промеру животного, принятому за 100. Так делается, например, в случаях, когда мы хотим определить сравнительную длину кишечника у разных животных.

Нами разработана методика таких массовых измерений, по которой и производится изучение различных видов и пород.

Животные, подлежащие нашему исследованию, были представителями разных групп. Стоит оговориться, что сбор такого материала представляет большие трудности организационно-технического характера, особенно на сельскохозяйственных животных. Все же довольно значительный материал нами собран по ряду видов: по овцам, верблюдам, яку, козам, крупному рогатому скоту<sup>1</sup>.

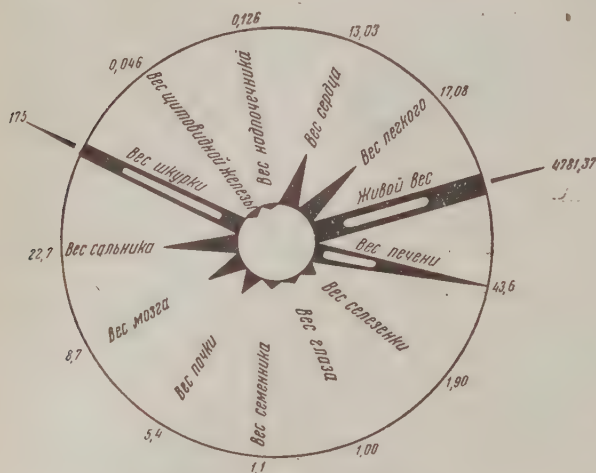
На основании одного этого материала еще нельзя дать нашим сельскохозяйственным животным комплекционной характеристики. Но разводимым пушным зверям такие характеристики мы уже можем дать. Этим животных благодаря периодическому забою удобнее было

<sup>1</sup> Эта работа проводилась совместно Отделом эволюционной морфологии домашних животных Института эволюционной морфологии и палеозоологии и Лабораторией морфологии ВАСХНИЛ в Аскания-Нова.



использовать и для установления общей методики массового изучения. Здесь в основном собраны материалы по серебристо-черной лисице

(*Vulpes fulvus*), разводимой в наших совхозах, по голубому песцу (*Alopex lagopus*) с Кольского питомника и по енотовиду, т. е. енотовидной собаке или „уссурийскому еноту“ (*Nyctereutes procyonoides*). Для сравнения разводимой лисицы с нашей дикой рыжей (*Vulpes vulpes*) были проанализированы особи этого вида. В результате обработки сотен особей одного



Фиг. 22. Диаграмма комплекции песца

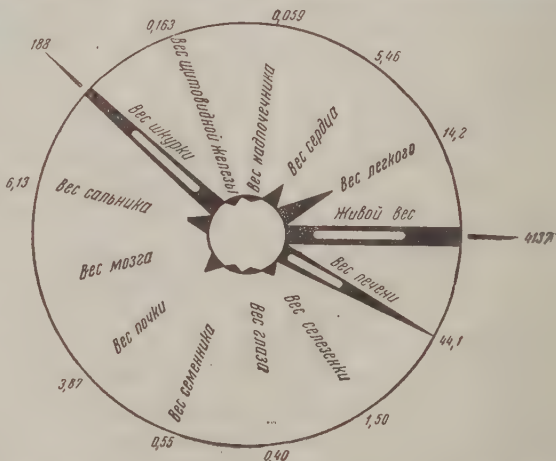
возраста удалось дать видовые характеристики, представленные в диаграммах фиг. 22, 23 и 24.

Из этих диаграмм вытекает, что по ряду индексов органов эти виды различны.

Здесь мы остановимся лишь на сердечном индексе, который получен благодаря работам Гессе уже у многих видов позвоночных. Но тем же методом, которым мы изучали сердце, были изучены и другие органы, подобно изображенному на фиг. 25.

Индекс сердца у взрослых лисиц  $M + m = 8.6 \pm 0.17\%$ . Кроме видовой амплитуды изменчивости сердечного индекса мы видим из диаграммы, что сердечный индекс лисиц от рождения и до старого возраста изменяется мало.

Как видно из фиг. 25, мы можем судить о размерах изменчивости по графическому изображению, а кроме того и по коэффициенту изменчивости. Так, коэффициент изменчивости сердечного



Фиг. 23. Диаграмма комплекции енотовидной собаки

индекса лисицы  $C = 15.69 \pm 1.21\%$ , песка  $C = 21.53\%$ , енотовидной собаки  $C = 18.52 \pm 1.95\%$ ,

Я не буду здесь подробно останавливаться на разводимых зверях, так как этому посвящена уже готовая специальная работа (33).

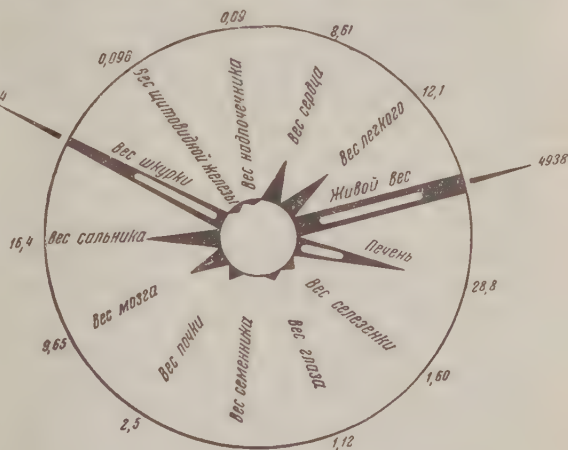
В области домашних животных это исследовательское направление дает как видовую, так и расовую характеристику. Остановимся на сердце различных пород овец и диких баранов. Валухи различных пород Аскания-Нова дали  $M + t = 3.9 \pm 0.1\%$ , десяток цигайских маток из Аскания-Нова средней упитанности дали  $M = 4.1\%$ . Для коз из Киргизии (при

$n = 15$ ) имеем:  $M + t = 4.39 \pm 0.18\%$ . Для диких баранов (*Ovis polii* и *Ovis vignei*), согласно данным Денисова (34) и нашим, (при  $n = 7$ )  $M = 8.9\%$ . Для козорогов по Денисову  $M = 9.4\%$  (при  $n = 2$ ). По еще неопубликованным данным А. Баирова для восьми взрослых баранов архаров первого вида, индекс сердца  $8.7\%$ , для восьми маток  $10.8\%$ .

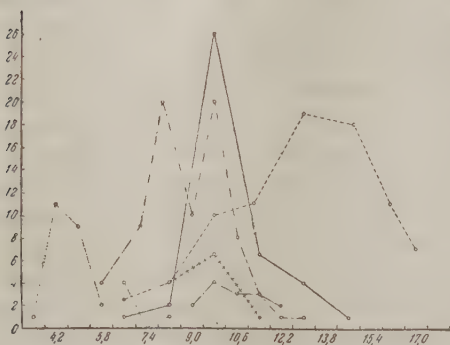
Меньший индекс самцов объясняется их более тяжелой головой. Эти цифры говорят о том, что сердце горных баранов имеет вдвое больший вес, чем сердце домашних. Поэтому при создании пород для горной местности следует этот фактор особо учитывать.

Характерно, что в связи с увеличенным сердцем и почки дают у баранов, как и у песцов, почти вдвое большие индексы. С этим коррелируют и диаметры сосудов, соответственно увеличенные.

По нашим данным сердечный индекс муфлонов, находящихся в Аскания-Нова, немного меньше индексов указанных горных баранов,



Фиг. 24. Диаграмма комплекции лисицы



Фиг. 25. Диаграмма индексов сердца псовых: пунктир — енотовид; точки-крест — старые лисицы; сплошная линия — молодые лисицы; тире — песцы

но выше, чем у местных овец. А именно: их средний индекс из 5 особей имеет  $M = 8.4^{0}_{00}$ .

Сравнение, сделанное на яках и киргизском скоте (35), показало, что яки имеют сердечный индекс  $4.9^{0}_{00}$  (при  $n = 10$ ); 19 особей киргизского скота дали  $M + m = 3.96 \pm 0.45^{0}_{00}$ .

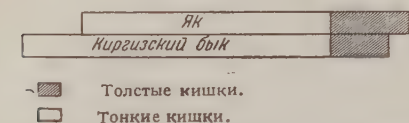
Западноевропейские материалы показывают, что индекс сердца для крупного рогатого скота колеблется около  $4-4.8^{0}_{00}$ . Во всяком случае увеличенный индекс сердца яков по сравнению с киргизским скотом говорит о несколько большей массе сердца яков.

Наши данные по индексам сердца других видов *Bos* из Аскания-Нова таковы: зебу  $= 3.0-4.4^{0}_{00}$ , бизоны  $-5.21-5.85^{0}_{00}$ . Наименьший показатель, повидимому, свойственен буйволу.

Возьмем для сравнения два систематически далеких и противоположных по экологическим условиям вида: верблюда (из Аскания-Нова) по нашим данным и северного оленя по Родионову (36). Верблюд имел индексы от 3.3 до  $5.5^{0}_{00}$  (на 9 особях), северный олень — от 7.0 до  $8.9^{0}_{00}$  (19 особей). Данные по другим видам оленей из Аскания-Нова тоже говорят о большем индексе оленей по сравнению с при-

веденными нами домашними животными. Роды антилоп значительно отличаются по этому признаку друг от друга, у гну он мал ( $6.3^{0}_{00}$ ), у сайги велик ( $9.7^{0}_{00}$ ).

Сердечный индекс по полам дает малые различия, но с возрастом у



Фиг. 26. Диаграмма длины кишечника яка и киргизского скота

овец заметно падает. Если мы возьмем утробных ягнят перед рождением, то их индекс по нашим материалам имеет  $M = 10.2^{0}_{00}$ . Таким образом сердечная масса в постэмбриональном развитии отстает от увеличения общей массы тела, но различно по видам животных.

Помещаемое здесь графическое изображение индексов сердца (фиг. 27) ряда домашних животных и их близких диких родичей дает довольно яркую картину наблюдавшихся нами и другими авторами отношений.

Не вдаваясь здесь в более подробный анализ органов, остановимся лишь на более оформленном труде нашего отдела (А. И. Дружинин и И. М. Любимов) (35) по сравнению яков с киргизским скотом. Сравнительный анализ сложения, выполненный с целью изучения наследования их признаков у гибридов, показал, что пищеварительный аппарат яков более короткий в отношении тонких кишок и, наоборот, их толстые кишки более длинны (фиг. 26).

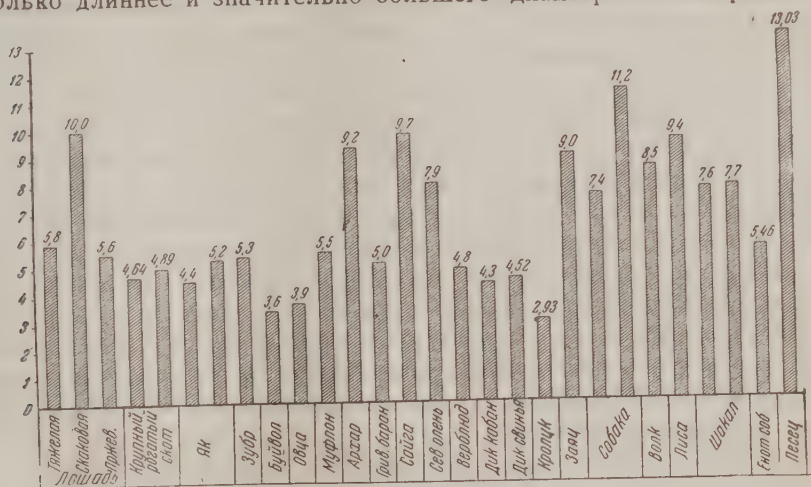
На данной диаграмме дан лишь один киргизский бык, но дальнейшая проверка на большем материале<sup>1</sup> показала, что это явление, повидимому, характерно для этих форм. И авторы приходят к заключению, что кишечник яков короче кишечника крупного рогатого скота.

<sup>1</sup> Собранным А. А. Терентьевой.



Кроме длины кишечника яка отличается несколько меньшим диаметром его сечения. Отделы желудка яков имеют иные отношения по массе, чем обычный скот. Рубец его больше, но сетка, повидимому, меньше.

Что касается дыхательного аппарата, прежде всего трахеи, то у яков она имеет длину в среднем 43,5 см при среднем поперечном диаметре 5,08 см. У киргизского скота длина трахеи  $38,00 \pm 0,28$  см, а диаметр ее 2,8 см. Из сравнения следует, что у яков трахея несколько длиннее и значительно большего диаметра по латерали.



Фиг. 27. Диаграмма индексов сердца различных видов

К характеристике яков как горных животных помимо различия в дыхательном горле следует добавить, по мнению вышеуказанных авторов, еще больший относительно аорты диаметр легочной артерии. Таким образом як, с одной стороны, в своей организации отражает черты горного животного, с другой—животного, имеющего преимущество в переваривании грубых кормов.

Эскизно набросанные в данном разделе отдельные элементы из накопленного нами материала не могут быть приняты как законченные. Они иллюстрируют путь, каким мы стремимся при наших незначительных возможностях проникнуть в интерьер животных и попытаться вскрыть закономерности, определяющие в филогенезе их строение. Эти исследования дают нам общую ориентировку в амплитуде изменчивости массы отдельных органов, указывая, какие органы и у каких видов подвержены особенно сильным изменениям. Так, мы можем утверждать, что печень животных жвачных приблизительно вдвое меньше по массе, чем печень плотоядных, но что селезенка, наоборот, и у хищных и у плотоядных по своей массе почти одинакова. Селезенка же разводимых лисиц имеет меньший индекс (с реальной разницей), чем селезенка диких лисиц,—факт, который необхо-

димо знать в звероводстве. Мы констатировали, что индекс сердца баранов более, чем вдвое, превышает индекс мозга, в то время как у лисицы мозг равен  $\frac{3}{4}$  веса сердца и т. д.

Массовый комплекционный анализ дает нам возможность выбирать для морфо-физиологического анализа формы из состава пород, которые не являются отклоняющимися, но имеют более типовое соотношение органов. Этот метод указывает нам особенности животных, связанные с радикалом их вида и с приспособлениями к экологическим условиям. Высокий сердечный индекс, характерный для животных<sup>м</sup> холодных стран и гор, есть одновременно и экологический и систематический показатель. Преимущественно таким путем мы можем выявлять функции и нормы реакции особей на измененные условия среды, чтобы узнавать, до какой степени может доходить приспособляемость животных определенной группы к новым условиям. Наконец, констатируя резкие отклонения по размаху изменчивости, мы сознательно берем для подробного микроанализа те органы, которые показали аномальные отклонения. А этим путем можем лучше понять интимную структуру и функцию органа в зависимости от патологических или иных причин. Применение этого метода должно будет уяснить нам процессы видообразования и породообразования, которые пока основываются лишь на внешних признаках, как окраска, размеры, и, может быть, еще на краниологических отличиях.

Массовый материал позволяет составлять таблицы для выявления рядов корреляционных генетико-физиологических закономерностей. Массовый анализ помогает понять также и строение отдельных особей и те свойства, которыми они отличались при жизни. Пока мы, к сожалению, узнаем о строении животного лишь после его смерти, а при жизни оно ускользает от морфо-комплекционного анализа. Но методика прижизненного исследования делает уже некоторые успехи, как это мы видели из рентгеновских снимков, и это дает нам право ожидать в дальнейшем и еще больших успехов. Кроме того „труп“ можно и „оживить“ путем посмертного анализа производителей с занесением данных о них в племенные книги. Таким путем будет установлено наследование комплекции и в результате накопится материал для характеристики тех или иных линий наших племенных рассадников. Но даже и без этого приложения удастся уловить не только статические характеристики групп, но и самую эволюцию, происходящую под влиянием селекции.

Детальное познание строения и функции важно для животноводческого производства, но само по себе оно не может нас удовлетворить. Оно переносит нас к мысли о создании новых форм по научно-разработанному плану. Оно ставит нас перед проблемой селекционного планирования.

Особенно творчески могут себя проявить здесь сравнительная морфология и физиология. Те проблемы, о которых мы говорили выше, как то: корреляции, стадийности развития, гомологических рядов признаков, конституции, являются наиболее связанными с проблемой планирования. Несомненно, что для полярных стран нужны животные, обладающие наиболее массивным сердцем, а в связи с этим и более мощными почками, даже при условии их лучшей защиты от холода. Понятие „большой и меньший индекс“ не может быть взято вообще, но в определенных пределах данной систематической группы.

Для высокогорных районов требуется тоже более могучее сердце и почки, сильнее развитые стенки правого сердечного желудочка, более широкий диаметр некоторых сосудов, особенно легочных, вероятно, трахея с большим диаметром, а также кости и суставы, способные выдерживать сильные толчки. При этом нетрудно представить себе и соответствующую конечность, с желательными отношениями ее костей. Самые кости, особенно пястные и стопные, должны иметь так устроенные стенки, чтобы нагрузка их не сломала. Грудная клетка, вероятно, должна быть более узкой, грудная кость тоже менее широкой и без вставочных сегментов. Определенному соотношению костей должны соответствовать и иные по длине и по массивности мышцы. Но это будут все же домашние овцы, а не горные бараны. Это будут менее упругие, менее быстрые животные и поэтому у них допустимо и известное расширение всех частей тела, где бы лучше могли реализоваться мясные качества.

Характер распределения жира тоже играет существенную роль в строении пород. Поэтому могла бы быть поставлена задача о его распределении у выводимых форм или внутри мышц или между мышцами и под кожей или о другой форме его локализации, так же как и об определенной структуре самих мышечных волокон.

Характер кишечника по длине его отделов, различная степень развития отделов желудка, характер печени и их структура тоже могли бы войти в проект в связи с теми нормами, на которые рассчитано создание новых форм. Неоспоримо, что громадную роль в их создании играют эндокринные железы. Хаммар и другие эндокринологи показали путь, по которому следует идти для выяснения отношений между структурой желез и свойствами животных.

Проблема селекционного планирования органически связана с проблемой овладения животными, с проблемой перестройки их генотипов на базе познания законов наследственности, того познания, которое приобретается не выводами какой-нибудь одной биологической дисциплины, но их комплексом. Только в этом случае можем мы достигнуть ускорения в создании стойких продуктивных пород на базе отечественного животноводства, имеющего среди своих пород особей весьма различного склада.



Может быть менее сложной представится задача индивидуального воздействия на развивающийся в матке или уже рожденный организм, как это уже имеет место и в настоящее время в нашем животноводстве.

Но этот путь — только маленькая доля того большого пути, который заключается в полном овладении животной субстанцией.

Не составляет вопроса и то, что получение эффектов от внешних воздействий должно быть основано на данных эмбриологии, но не старой, описывающей закладки и развитие отдельных органов, а новой эмбриологии, основанной на целостном анализе отдельных стадий, на специфике этих стадий, на связи между стадиями и на зависимости развития от внешних и внутренних условий.

### Некоторые выводы

В заключение остановлюсь коротко на роли и месте эволюционной морфологии в разрешении проблем теоретической зоотехнии; мы должны подчеркнуть, что в основном задачей их не является непосредственная прямая помощь производству. Может быть, в некоторых случаях она и окажется таковой, но главное заключается не в этом. По нашему мнению, достижения эволюционной морфологии, относящиеся как к домашним, так и к другим животным, должны войти в зоотехническую науку непосредственно или через генетику и селекцию, отражаясь в учебниках, программах и лекциях наших высших зоотехнических учебных заведений.

Эволюционная морфология как наука, глубоко проникнутая историзмом, может оказать свое положительное влияние на генетику.

Проблемы корреляции, возникновения и развития признаков, проблемы стадийности в развитии и росте, проблемы интерьера пород — это как раз те проблемы, без которых не может обходиться современная селекция.

Исходя из этих соображений, мы могли бы сформулировать некоторые выводы по вопросу роли эволюционной морфологии в проблемах животноводства или, вернее, в проблемах теоретической зоотехнии.

1. Проблемы эволюции домашних животных исходят из основных установок Дарвина в области изменчивости наследственности и отбора. Современная эволюционная морфология, разрабатывающая морфологические закономерности эволюции на различных группах животных, углубляет установки Дарвина в круге упомянутых проблем.

2. Касаясь в данной работе проблем корреляций, параллельной изменчивости, онтогенеза признаков и некоторых моментов конституции разводимых животных, мы полагаем, что разрешение этих проблем дает не только картины эволюции, но до известной степени, в комплексе других биологических и зоотехнических дисциплин, намечает

пути к овладению процессом эволюции разводимых человеком животных.

3. Современное положение теории корреляций и координаций позволяет использовать ее выводы для уточнения понимания внутренних связей признаков и характера воздействия генетических факторов на строение и конституцию животных.

4. Закон параллелизма и гомологических рядов с учетом коррелятивных связей признаков, проявляющихся в течение всего онтогенеза, при дальнейшем развитии может дать указания на возможности создания новых форм, не реализованных в практике животноводства, но еще могущих быть созданными.

5. Применение современных достижений эволюционной морфологии по способам эволюционного развития признаков неизбежно во всяком онтогенетическом анализе домашних животных, так как оно подводит эволюционно-историческую базу под генетико-селекционную теорию и должно быть в нее включено, как органически с нею связанный комплекс.

6. Подход к управлению онтогенезом домашних форм лежит в подробном познании стадии развития через нормальную и экспериментальную эмбриологию, далеко не использовавшую всех возможностей для анализа специфики их развития. Для этого необходимо создание „нормальных таблиц“ по развитию овцы, крупного рогатого скота, лошади и др. с использованием в них достижений экспериментальных наук и сравнительного развития рас (расостадий).

7. Анализ летальных и семилетальных признаков домашних животных, тормозящих увеличение поголовья, как примеры дискоррелятивного развития и филэмбриогенезов, входит составным моментом в эволюционную морфологию и тем самым связывает ее с селекционными проблемами.

8. Некоторые достижения в познании интерьера и конституции разводимых животных и их диких родичей должны также войти неразрывной частью в ту область зоотехнии, которая имеет дело с созданием и планированием новых пород.

9. Только комплексный метод научного исследования ряда биологических наук (зоотехнии, генетики, сравнительной физиологии, эволюционной морфологии, феногенетики с динамикой развития, биохимии), объединенных на определенных животноводческих объектах, может приблизить разрешение проблемы овладения эволюцией домашних животных.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Дарвин, Изменение животных и растений в домашнем состоянии.
2. Дарвин, Происхождение видов, гл. V.
3. Severtzoff, Morphologische gesetzmässigkeiten der Evolution, 1931.
4. Чирвинский, Развитие костяка у овец при нормальных условиях при недостаточном питании, Киев, 1909.
5. Henseler, Untersuchungen über den Einfluss der Ernährung auf die morphologische und physiologische Gestaltung des Tierkörpers, Künn-Archiv, III und V, 1914.
6. В. Иогансен, Элементы точного учения об изменчивости и наследственности, 1933.
7. Шмальгаузен, Основы сравнительной анатомии позвоночных животных, 1935.
8. Dombrowsky, Ein Versuch der Analyse einiger Korrelationen, Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 72, 1926.
9. Боголюбский, Доместикационные изменения грудного аппарата баранов, Труды лабор. эволюц. морфол. Акад. Наук, II, вып. 2, 1934.
10. Малигонов, Исследования по биологии сельскохозяйств. животных, Краснодар, 1925.
11. Боголюбский, Морфологический анализ черепов юных *Bovinae*, Гибридизация и акклим. жив., т. II, изд. ВАСХНИЛ, 1935.
12. Машковцев, Роль функции при развитии позвоночных животных, Труды лаборатории эволюционной морфологии Ак. Наук, т. II, вып. 3, 1935.
13. Hammond and Appelt, Growth and Development of Mutton Qualities in the sheep, 1932.
14. Боголюбский, Проблема доместикации в морфологии. Труды IV Съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1930.
15. Hammar, Über Wachstum und Rückgang. Über Standartisierung, Individualisierung und bauliche inoliv. Typen im Laufe des normalen Postfötalleben, ZS. f. micr. anat. Forsch., 29, H. 1--3, 1932.
16. Шмальгаузен, Корреляции у розвитку деяких расовых ознак у курей, Зборник дослідів над індивідуальним розвитком тварин, № 9, 1935.
17. Н. И. Вавилов, Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, Сельхозгиз, 1935.
18. Боголюбский, Закон гомологических рядов в породах домашних собак, 1935.
19. Боголюбский, Об аналогичных признаках в черепе собак, Русск. зоол. журн., т. VIII, 1927.
20. Ильин, Распределение и наследование белых пятен у морской свинки, Труды Лаб. эксп. биологии Моск. зоопарка, 1928.
21. Кузнецов Б. А., Гомологические ряды изменчивости некоторых признаков пушных зверей (рукопись).
22. Васин Б. Н., Наследование структурных признаков генетики овец, Труды Центр. станции по генетике с.-х. животных НКЗ РСФСР, 1929.
23. Боголюбский С. Н., О типах хвостов у овец и их развитии, Труды лаборатории эволюц. морфологии Академии Наук, II, вып. 2, 1934.
24. Медведев Н. Н., Гены и развитие признаков, Труды Института генетики Академии Наук СССР, № 10, 1935.
25. Камшилов, Является ли плейотропия свойствами гена? Биологический журнал, IV, 1935.
26. Боголюбский, Эволюционная морфология и генетика, Природа, вып. V, 1933.
27. Лысенко и Презент, Селекция и теория стадийного развития растений, Сельхозгиз, 1935.
28. Б. П. Токин, Вопросы биологии, Госиздат УзбССР, Ташкент, 1935.



29. Сборник „Рост животных“, под редакцией Капланского, Мицкевича, Токина, Шмальгаузена, Биомедгиз, 1935.
30. Андреева Е. Г., О строении костей некоторых диких и домашних животных, Проблема происхождения дом. животных. Академия Наук СССР, 1933.
31. Duerst, Grundlagen der Rinderzucht, 1931.
32. Klatt, Studien zum Domestikationsproblem, Bibl. gen., 1923.
33. С. Н. Боголюбский, Опыт анализа комплекции некоторых разводимых форм из семейств псовых (неопубликованная работа).
34. Денисов, Некоторые данные по изменчивости тау-теке и мясной продуктивности архаров, СОПС, Акад. Наук, Видовая гибридизация дом. животных с дикими видами, 1935.
35. Дружинин, Любимов, Опыт анализа комплекции яков (рукопись), а также и материалы А. А. Терентьевой.
36. Родионов, Вопросы технологии продуктов оленеводства, в книге „Советское оленеводство“, изд. Инст. оленеводства, 1935.
37. Серебровский А. С., Гибридизация животных, 1934.

## S. BOGOLIUBSKIJ. PROBLEMS OF EVOLUTIONARY MORPHOLOGY OF THE DOMESTIC ANIMALS

### SUMMARY

This article is devoted to questions of evolutionary morphology in so far as they contribute into the solution of certain problems of stock-raising. We include under the term of evolutionary morphology that field of morphology which reveals the morphological laws of the evolutionary process. It is just these that are most fully analysed in the classical writings of Academician Sewertzoff. The present article deals with the problem of how far these laws are revealed in the evolution of the domestic animals and to what extent they can be availed of to facilitate an analysis of breeds, heredity and race formation.

The author proceeds according to the method worked out by Darwin and his disciples in the study of the domestic animals, building up this method on the basis of the modern achievements of evolutionary morphology. We have in view certain approaches that might give an understanding of those phases of evolution which have not been sufficiently elucidated in other branches of biology. Thus, it is the question of the role of evolutionary morphology in the problem of stock-raising, together with a number of other problems related to the study of constitution, that are treated of here.

Darwin, in his work on the domestic animals, made some general statements, that are of great importance for the understanding of the process of the evolution of the domestic animals. Such are his statements on correspondence in development, on parallel variability, on the need for a knowledge of ontogenesis...

The present article is based on an analysis of these statements. It is based on factual material drawn principally from the Institute of Evolutionary Morphology of the Academy of Sciences, USSR, on the author's own data and those of his co-workers. To a certain extent, material from the literature has also been used (Chirvinski, Duerst, Hammond, Klatt, Hammar and others).

The author, considering the problem of correlations quite important for selection, gives their classification based on the works of Academicians Sewertzoff and Schmalhausen, distinguishing genetic and morphological correlations.

Inasmuch as the important factor in the evolution of the domestic animals is not so much change of organs as change of characters, the author deals with the laws of the origin of the latter and their distribution among domestic animals, on the basis of the conceptions of Darwin regarding parallelism, and of Academician Vavilov regarding the „law of homologous series“. Examples are given of the wide parallelism of characters among various species of domestic animals, for example the lengthening of the ears and changes in the nature of hair; also, the homologous series of the hair of the five basic types of the breeds of dogs.

This problem is connected with the problem of recapitulation, of new formations and of correlation. By way of illustration, a table is shown of skulls of *Canidae*, demonstrating the absence in dogs of certain characters because of non-correlation. Among lethal characters, the instance of morphological new formations in naked chicks is analysed, and the „X“ bone arising in them by mutation is described. The author sees in the rise of lethals a varying degree of absence of correlation in ontogenetical development.

In his genetical analysis of the ontogenesis of characters, the author presents pictures of the development of long-ears and short-ears in sheep, the beginning of hair growth, the development of fat tails and other examples illustrating various forms of phylembryogenesis causing the evolution of the adult forms: archallaxis, deviation, anabolia. On this basis, he suggests designating the newly obtained mutations and combinations according to their type of development: archallactic, deviational, anabolic...

From an analysis of the development of individual characters, the author passes to an analysis of individual stages, comparing the embryos of various sizes in the sheep and cattle according to the differentiation of their skeleton (Figs 17 and 18).

In the development of the bones of the extremities there are noted the rhythms to which various organs are liable.

Pictures of the general correlation of all the organs in the formation of a breed for meat productiveness are presented in the examples of the hybridization of Hampshire and Tsigay sheep in comparison with moufflons.

In the field of constitution, the results are cited of the author's work on the organs of *Vulpes fulvus*, *Alopex lagopus*, *Nyctereutes procyonoides*, based on a broad study, which made it possible to give a diagram of the structure of these species. A comparison is given of several organs of wild and domesticated rams.

As an example of the microanalysis of the tissues of animals, data (of Andreyeva) on the structure of the metapodia in the sheep and horse, down to the finest details in polarized light, are presented, as well as the data from a study of sections of bones *Equus przewalskii*.

In concluding, the author dwells on the problem of planning the selection of new farms of animals on the basis of an analysis of existing breeds and a knowledge of their heredity.

The material set forth in the article is the basis for a series of conclusions.

1. The present state of the theories of correlation and coordination permits their utilization for clarifying our understanding of many points in the development of the domestic animals: the internal connection between characters and the nature of the action of pleiotropic and non-pleiotropic factors on their structure, size and constitution.

2. The law of homologous series, taking into consideration the correlative connections in the organism and also the characters manifesting themselves during the whole course of ontogenesis, may indicate possibilities of creating new forms, as yet not realized in practical animal breeding but which may be created. Thus, this law may prove to be effective in mastering the evolution of characters.

3. The approach to the mastery of the ontogenesis of domestic forms consists in a detailed knowledge of the stages of development to be acquired through experimental and normal embryology, which as yet are far from having used all their possibilities for the analysis of the specific features of the development of domestic animals. To this end, it is necessary to set about drawing up "normal tables" of the development of sheep, cattle and horses making use of the achievements of experimental science and the comparative development of breeds.

4. The present achievements of evolutionary morphology in the study of growth as well as in the methods and principles of evolutionary development, are indispensable in every ontogenetic analysis of the domestic animals, inasmuch as they provide an evolutionary base for the genetic theory and must be included in it as a complex organically interrelated with it.

5. The achievements to date in the study of the structure of adult forms of various domestic animals and of their wild relatives must likewise be included as an integral part in that branch of zootechnics which is concerned with the creation and planning of new breeds.



6. Only the method of combined scientific investigations in the domain of several biological sciences (zootechnics, genetics, comparative physiology, evolutionary morphology, phenogenetics, biochemistry) jointly attacking animal breeding objectives, can come near to a solution of the problem of mastering the evolution of domestic animals.

---

Н. И. КОЛЕСНИК

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ  
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА <sup>1</sup>

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

На основании палеозоологических и исторических данных дикими предками домашнего крупного рогатого скота признаются два вида — *Bos primigenius* Воj. и *Bos brachyceros* Ad. Изучение современных азиатских пород крупного рогатого скота допускает возможность существования еще двух видов (или подвидов) диких быков — *Bos indicus* и *Bos turano-mongolicus*, общим предком которых был *Bos namadicus* Fal. Изменчивость и ареал распространения домашнего скота более обширен, чем у диких быков. Мутации домашнего скота, подхваченные искусственным отбором и закрепленные специальными методами разведения, положили начало многообразию ныне существующих пород крупного рогатого скота. Одним из наиболее древних очагов одомашнения скота является Южная Азия, более поздние следы одомашнения скота имеются в районах восточного Средиземноморья. В Средней Европе и средней части Азии одомашнение происходило в еще более поздние эпохи.

## Введение

Несмотря на то, что вопросы происхождения и естественной классификации домашнего скота привлекали внимание исследователей уже с давних времен, все же до настоящего времени они остаются слабо разработанными. Произведенные исследования в этой области в большинстве случаев являются односторонними. Они основаны преимущественно на изучении краниологических особенностей, без учета других признаков и притом на сравнительно немногочисленных экземплярах. Вследствие этого при разрешении некоторых вопросов (полиморфизм диких быков, очаги одомашнения, классификация домашнего скота и т.д.) различными авторами были высказаны весьма разноречивые мнения.

Между тем вопросы происхождения и связанные с ними вопросы географического распространения домашнего скота являются весьма

<sup>1</sup> Доложено в комиссии по происхождению, эволюции и породообразованию домашних животных при Президиуме Академии Наук СССР.

актуальными и важными в практическом и теоретическом животноводстве. Задача исследований в этой области заключается, собственно, не столько в том, чтобы выяснить и изучить диких предков домашнего скота, сколько в том, чтобы изучить и освоить формообразовательные процессы у животных в связи с искусственным разведением их в условиях одомашнения. Решение этой задачи связано с изучением тех факторов, которые обуславливают существующее многообразие пород и типов домашнего скота. Главнейшими из них являются: 1) наследственные особенности диких предков и мутационные изменения животных в состоянии их одомашнения, 2) изменчивость домашнего скота под влиянием различных экологических, климатических и других условий, 3) искусственное воздействие человека на изменчивость животных путем соответствующего разведения, кормления и содержания.

Некоторые из затронутых вопросов, в частности, генетика современных форм домашнего и дикого скота, к настоящему времени еще слабо изучены. Более разработанными являются вопросы разведения и фенотипической изменчивости животных под влиянием различных природных и хозяйственных факторов. Сравнительно наиболее богатыми являются материалы по морфологическому изучению существующих форм домашнего скота и их географическому распространению.

Для организации текущих работ по изучению формообразовательных процессов, естественно, необходимо учесть все имеющиеся данные по этим вопросам, которые, к сожалению, разбросаны по отдельным работам и требуют своего обобщения.

В настоящем сообщении я попытаюсь дать краткую сводку имеющихся сведений в этой области. При этом особое внимание я уделяю данным по изучению современных и ископаемых форм домашнего и дикого скота и его географического распространения, так как эти данные по существу являются основной предпосылкой к организации будущих работ по изучению пороодообразования и эволюции домашнего скота.

### Систематика, географическое распространение и время появления подсемейства *Bovinae*

Различные виды и группы видов крупного рогатого скота в настоящее время объединяются в одно подсемейство *Bovinae*. Появление этого подсемейства относится к середине третичного периода. Древнейшим представителем крупного рогатого скота в этот период был род *Leptobos*. По Лэйдеккеру и Рютимейеру род *Leptobos* был промежуточным звеном между собственно рогатым скотом (подсемейства *Bovinae*) и антилопами. Основанием к такому заключению послужило то, что найденные черепа представителей этого рода (в Индии и Италии) имели округлое, антилопообразное строение затылка и, кроме того, самцы были рогатые, а самки комолые. К числу переходных



форм между крупным рогатым скотом и антилопами причисляется также ныне существующий серно-бык Целебеса *Bubalus depressicornis*.

В поздних плиоценовых и ранних плейстоценовых отложениях Индии найдены черепа быков (*Bos planifrons*), которые имели более прогрессивное строение затылка. Этих быков некоторые исследователи (Антониус, 1922; И. Долгих, 1929) рассматривают как связующее звено между антилопообразным *Leptobos* и современными формами рогатого скота.

Подсемейство *Bovinae* распадается на несколько отдельных групп: буйволы (*Bubalus*), индийские лобастые быки (*Bibos*), зубры и бизоны (*Bison*), яки (*Poephagus*) и собственно рогатый скот (*Bos*).

По Гильцгеймеру (1926) все эти группы скота представляют собой отдельные подроды одного рода *Bos*. Антониус выделяет буйволов в отдельный род. Некоторые авторы (В. И. Громова, 1931, 1934) считают возможным выделить в самостоятельные роды зубров и бизонов (*Bison*), а также обычный рогатый скот (*Bos*). Таким образом в вопросе о систематическом делении подсемейства *Bovinae* еще не имеется единого мнения у исследователей. По нашему мнению, наиболее правильно было бы рассматривать все эти группы скота как отдельные роды подсемейства *Bovinae*, так как они являются отдельными самостоятельными стволами, которые образовали различные популяции животных. Эти популяции, разграниченные в своих ареалах распространения, представлены животными, которые резко отличаются по морфологическим признакам и при скрещивании дают неплодовитое (по линии самцов) потомство.



Фиг. 1. Дикий азиатский буйвол (по Гааке)

Наиболее древними по времени своего появления и вместе с тем наиболее примитивными в филогенетическом отношении являются буйволы.<sup>1</sup>

В настоящее время они встречаются как в диком, так и в одомашненном состоянии (Фиг. 1 и 2).

Среди диких буйволов различают несколько отдельных видов: в Азии известно 3 вида — индийский буйвол (*Bubalus bubalis* L.), целебесский буйвол (*Bubalus depressicornis* H.) и на Филиппинских островах буйвол *Bubalus mindorensis* Heude.

Африканские буйволы до 1840 г. (А. Б. Сцалай, 1930) объединялись в один вид. После стали различать две разновидности: крупный черный *B. caffer* Sparrm. и более мелкий красный *B. caffer nannus* Bodd. В настоящее время в литературе описано около 50 различных видов



Фиг. 2. Азиатский домашний буйвол (по Гансену)

и подвидов африканских буйволов, при этом, оказывается, они распространены не только в низинных и болотистых местах, но и в открытых степных и предгорных районах (Брэм, 1922).

Домашние буйволы распространены в наше время по всей южной Азии, в южной части Европы (Греция, Болгария, Румыния, Венгрия, Италия, Кавказ) и в

северной части Африки у дельты Нила. Они ведут свое происхождение от дикого индийского буйвола *Bubalus bubalus* L. Время одомашнения его относится к глубокой древности. Маршаллом (1931) были найдены изображения домашних буйволов (фиг. 3) в раскопках Мохенжо-Дэро (Mohejo-Daro) (северная часть Индии), которые относятся по меньшей мере за 2500—3000 лет до нашей эры. Изображения домашних буйволов имеются также на древневавилонских памятниках, возраст которых определяется около 3000 лет до нашей эры.



Фиг. 3. Домашние буйволы древней Индии (по раскопкам в долине р. Инд 2500—3000 л. до н. э. по Маршаллу)

Начиная со середины XVI в. на Филиппинских островах туземцы и европейское население начали одомашнивать местных диких буйволов *B. mindorensis* Н. (Х. Турер-Гаймендорф, 1932). Распространение этого вида домашних буйволов пока не выходит за пределы Филиппинских островов.

Африканские дикие буйволы (фиг. 4), насколько можно судить по историческим данным, никогда не одомашнивались.

Род *Bibos*, объединяющий индийских быков—бантенгов (*Bibos sondaicus* Raffl.) и гауров (*Bibos gaur* Ev.), распространен в настоящее время исключительно в Индии и на Зондских островах. Оба вида индийских быков имеются как в диком, так и одомашненном состоянии.

Дикий бангенг (фиг. 5), представленный различными разновидностями (бирманская, манипурская, явайская и др.), распространен в горных районах Задней Индии: Бирма, Пегу, Аракан, Читагония, Кохинхина и на островах: Ява, Борнео, Суматра, Целебес, Тимор и Бали. Домашний скот этого вида быков, так называемый балийский скот, имеет значительно меньший ареал своего распространения. Он разводится, главным образом, на о. Бали, на прилегающих островах и на южном берегу Малайского полуострова. По данным Sommerfelda (1927) на острове Бали имеется около 300'000 голв балийского скота (фиг. 6).



Фиг. 4. Африканский дикий буйвол (по Брему)



Фиг. 5. Бантенг (по Келлеру К.)

различать три разновидности: переднеиндийскую, бирманскую и малайскую; однако Шуман считает, что различия между ними не существенные, и объединяет их в одну группу.

Гаял, или одомашненный гаур (фиг. 8), разводится, главным образом, в Задней Индии, а именно в холмистых районах британской Бирмы, в северной бухте Бенгалии, в Читагонии, Айрате, Ассате, Мишми и Ка-

Гаур (фиг. 7) встречается в лесных и горных районах Передней Индии. Он распространен у мыса Каморин в Травакорне, Мадрасе, Канаре, Гималайских горах и Непале. В Задней Индии гаур встречается несколько реже, в небольшом количестве его можно найти в Бирме и на Малайском полуострове. По Лэйддеккеру (Г. Шуман, 1913) среди гауров можно



чар. Относительно происхождения этой группы скота в литературе пока нет единодушного мнения. Некоторые авторы (Л. Рютимейер, 1867; Г. Шуман) считают, что гаур и гаял представляют собой два совершенно независимых вида животных, из которых только



Фиг. 6. Балийский скот (одомашненный бантенг) (по Меркенсу)

последний был одомашнен, а гаур все время оставался в диком состоянии. У. Дюрст (1931) склонен признать, что гаял является продуктом гибридизации между гауром и домашним индийским зебу. Ошибочность этих взглядов была доказана Гансом (1914), который на основании подробного исследования индийских быков установил, что гаял является одомашненной формой гаура.

Оба вида диких быков Индии (бантенг и гаур) отли-

чаются крупным ростом, в среднем достигающим 160—180 см в холке, стройным и крепким телосложением. Одомашненные потомки их, балийский скот и гаял, значительно мельче своих диких родичей. Гаял имеет высоту в холке около 130—140 см (Шуман), а скот Бали 120—135 см (Ганс, 1915).

Яки (*Poephagus gray*) представлены только одним видом *Poephagus grunniens* L. (фиг. 9). Область распространения их охватывает высокогорные районы Тибета, Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Куэн-Луна и Гималаев.

В настоящее время имеются как дикие, так и домашние яки. Последние занимают довольно обширную область своего распространения. Они разводятся в Тибете, Монголии, Киргизии, Ойротии, на Памире, в западном Китае и по северным склонам Гималаев. Дикие яки сохранились только в небольшой части прежде, вероятно, более обширного ареала. Они имеются в восточной части Ладака и в некоторых районах Куэн-Луны.

Домашние яки значительно уступают в росте своим диким роди-



Фиг. 7. Гаур (по Брему)

чам. Наряду с меньшим ростом они также отличаются и некоторыми особенностями телосложения. Домашние яки по Лехе (1904) более коротконогие, чем дикие; у них же наблюдается относительно короткая лицевая часть морды и широкая мозговая часть черепа. Черепа домашнего яка, по данным того же автора, обнаруживают некоторые юношеские черты по сравнению с дикими. В отличие от диких среди домашних яков имеется довольно большое количество комолых и пятнистых (пегих) животных.



Фиг. 8. Гаял (одомашненный гаур) (по Гансену)

Зубры и бизоны в настоящее время уже почти совсем исчезли с лица земли. В не большом количестве бизоны имеются сейчас только в Йеллостонском парке США. В прежнее время бизоны занимали весьма широкий ареал в Северной Америке. До начала XVIII века они заполняли громадную территорию от Атлантического океана через горную Алягаскую цепь и прерии до дельты р. Миссисипи на юге. Главным местопребыванием их (В. Гааке, 1902) были равнины центральной части Соединенных штатов; отсюда они перекочевали через

Техас в новую Мексику, Юту и Айдаго, а к северу — до большого Невольничьего озера.



Фиг. 9. Киргизский як домашний

Еще в семидесятых годах прошлого столетия (В. Гааке) бизоны занимали область около 100 км длинной и 50 км шириной (в Штате Канзас по р. Арканзас), а в конце XIX в. они почти все были истреблены.

В Европе последние зубры вымерли всего несколько лет назад. В Беловежской Пуще (б. Гродненская губ.) остатки зубров были истреблены в последнюю мировую войну. На Северном Кавказе они сохранились несколько дольше.

По Амшлеру (1930) на Кавказе южнее Майкопа и Армавира и севернее Эльбруса в 1926 г. существовало стадо зубров в количестве около 50 голов. К настоящему времени от этого стада уже ничего не осталось.

В ледниковый и послеледниковый периоды область распространения зубров была значительно шире. По археологическим и историческим данным в это время зубры населяли почти всю Европу и Азию, от берегов Атлантического океана на западе и до Великого океана на востоке. Северная граница их распространения доходила до 75° северной широты (Ляховские острова), а на юге — до северного берега Средиземного моря и до Индии.

Время появления рода *Bison* относится к периоду плиоцена. Первые следы его существования найдены в Сиваликских раскопках Индии (*Bison sivalensis* Fal.).

В Западной Европе зубр появляется только в плейстоцене; в начале этого периода здесь различались два типа зубров: 1) мелкий и короткорогий, идущий от *Bison schaetensaki* до современного зубра, и 2) крупный, длиннорогий *Bison priscus*, вымерший нацело в дилувии (В. И. Громова, 1934). Зубры и бизоны известны были только в диком состоянии. Единичные попытки одомашнения их в Северной Америке оказались безрезультатными.

Крупный рогатый скот в собственном смысле этого слова объединяется в один род *Bos*. Этот скот в настоящее время представлен только домашними формами. Область распространения его охватывает почти весь мир. Эта группа скота, следовательно, является наиболее многочисленной и вместе с тем наиболее важной в народном хозяйстве всех стран. Происхождение и классификацию этого скота мы рассмотрим более подробно несколько ниже. Сейчас же, подытоживая сказанное, кратко остановимся на вопросе о происхождении всего подсемейства *Bovinae*.

Как выше было отмечено (см. карту географического распространения подс. *Bovinae*, фиг. 16, стр. 101) ареалы распространения отдельных родов подс. *Bovinae* в основном сосредоточены в Южной Азии, точнее, в северной части Индии и прилегающих к ней районах. В этих же районах известны геологически наиболее древние (*Leptobos* Fal., *Bos planifrons*, *Bos acutifrons* и др.) и наиболее примитивные (*Bubalus depressicornis*) формы рогатого скота. Даже предки зубров и бизонов, распространенные в последнее время, главным образом, в северной полосе Евразии, в период плиоцена, как известно, были в Индии (*Bison sivalensis* Fal.). Таким образом, можно думать, что первичным очагом происхождения всей этой обширной группы подс. *Bovinae* является Южная Азия в районе северной Индии. Здесь же, вероятно, возникли первые мутации, давшие впоследствии изначальных предков современных родов подс. *Bovinae*, которые распространились по остальным частям Евразии и Африки.



Сведения о диких предках домашнего скота  
группы *taurina* (*Bos s. str.*)

Первые следы появления рода *Bos* относятся к концу третичного периода (плиоцен). Ископаемые остатки диких быков этого периода, найденные в плиоценовых отложениях Сиваликских холмов (Индия) и Южной Европы (Италия), были описаны Фальконером и Лейдеккером под названием *Bos planifrons* и *Bos etruscus* (фиг. 10).

По Рютимейеру черепа этих быков резко отличаются от более поздних, четвертичных быков. *B. etruscus* и *B. planifrons* имеют сильно развитую теменную часть затылка, париетальная зона и часть *squama occipitis* лежат на верхней поверхности черепа, как у антилоп и оленей; таким образом, они обнаруживают промежуточные признаки между быками и антилопами.

Относительно четвертичных быков в литературе имеется довольно большое число работ, в которых описано значительное число ископаемых костных остатков *Bos* из различных районов Старого Света. По этим костным остаткам различными авторами описано несколько отдельных видов и подвидов диких быков, главнейшими из которых являются: *Bos trochoceros* Meyer, *Bos nomadicus* Fal., *Bos primigenius* Boj., *Bos opisthonomus* Pomel, *Bos longifrons* Ow., *Bos brachyceros* Ad. и др.

Не останавливаясь на характеристике отдельных форм диких быков, подробное описание которых имеется в сводных работах В. И. Громовой (1931), О. Лейтнера (1927), В. Ля-Бауме (1909) и др., отметим, что большинство из описанных видов не является общепризнанным. По Лейтнеру и Громовой среди четвертичных быков можно различать только два вида: 1) группу диллювиальных туров, объединяемых под общим названием *Bos trochoceros* Meyer, и 2) аллювиальных туров — *Bos primigenius* Boj. Различие между этими формами быков заключается главным образом в разновременности их существования и более крупной величине первых по сравнению с последними.

По Дюрсту в плейстоцене были три формы диких быков: *B. nomadicus* Fal., *B. opisthonomus* Pomel и *B. primigenius* Boj.

Адамец (1898, 1925) склонен признать перечисленные выше формы диких быков как разновидности *Bos primigenius* Boj., но вместе с тем



Фиг. 10. Ископаемый череп *Bos etruscus* (♂) (по Рютимейеру)

считает необходимым выделить в отдельный вид карликового тура *Bos brachyceros* Ad.

Ископаемые черепа последнего впервые были найдены в дилuviальных отложениях Англии и описаны Оуэном под названием *Bos longifrons*. После Адамцем были описаны такие же черепа из Галиции (*Krzesowie*) (1898) и из Польши (Памяtkово) 1925). Кроме значительно меньшего размера эти черепа отличаются от *B. primigenius* по следующим признакам: короткие рога, неровная поверхность лба (выпуклость между висками и вогнутость между глазами), высоким затылочным гребнем, высоким и узким затылком:

Наряду с выше перечисленными формами диких быков следует упомянуть также *B. primigenius hahni* Hilz., *Bos primigenius mauritanicus*, *B. minutus* Malsb., *B. frontosus* и др., которые часто выставляются как независимые стволы, давшие начало той или иной группе домашнего скота.

Можно ли рассматривать все эти формы как отдельные самостоятельные виды?

На основании только одних краниологических материалов решить этот вопрос нам представляется совершенно невозможным. Трудность заключается в следующем: при описании диких быков по ископаемым остаткам в качестве систематических признаков обычно выставляется та или иная форма роговых стержней, форма лба, иногда затылка. Все эти признаки, как показывают работы В. И. Громовой (1931), Дюрста (1931) и др., являются крайне изменчивыми. Число черепов, по которым описаны те или иные формы диких быков, зачастую небольшое. Места находок ископаемых черепов практически являются случайными, и вероятность того, что найденные в данном районе единицами черепа являются типичными для всей существовавшей в то время популяции быков, весьма незначительна. Все это заставляет нас относиться к описанным видам и подвидам диких быков с большой осторожностью, тем более, что краниологические признаки не всегда достаточно резко отражают различия между отдельными видами и даже между подродами.

Однако, было бы неправильным думать, что все дикие предки домашнего скота являются представителями одного вида. Дикие быки, расселенные на обширной территории Старого Света (см. карту географического распространения *Bovinae*, фиг. 16) от Великобританских островов до Египта, Индии, Китая, средней Сибири и Ладожского озера, несомненно были представлены различными формами, которые при одомашнении дали различные группы домашнего скота. Но для выяснения и изучения этих форм недостаточно одних материалов лишь по черепам ископаемых быков. Для этого необходимо использовать и другие данные и в особенности материалы по изучению систематики, генетики и географического распространения современных

форм домашнего скота, а также данные по истории материальной культуры.

Исторические науки не могут пока оказать существенной помощи в изучении видового и расового состава диких быков, но они дают весьма ценные указания об ареалах распространения и времени одомашнивания диких быков. Так, например, в восточной части Европы, несмотря на большое число произведенных здесь археологических раскопок, почти совсем не найдено костей диких быков (В. И. Громова); между тем по ряду исторических памятников имеется достаточное количество свидетельств, указывающих на существование здесь тура. Затем, если мы не в состоянии для ряда районов установить время появления диких быков, то на основании исторических данных можно наметить определенную последовательность районов, где эти быки раньше всего исчезали. Этот факт, оказывается, имеет большое значение для решения вопросов об очагах или, вернее, областях одомашнивания животных. В самом деле, наиболее раннее исчезновение туров наблюдается в Индии



Фиг. 11. Тур (*Bos primigenius* Boj.)

и Передней Азии, т. е. в тех районах, которые являются очагами древнейших цивилизаций и вместе с тем очагами древнейшего животноводства. В Ассири-Вавилонии уже во времена Ассурбан и пала охотники сообщали, что среди их охотничьей добычи больше не встречается диких быков.

В Малой Азии и Египте туры существовали несколько дольше. Здесь они были еще во времена хеттов.

До более позднего времени, чем в Африке и Малой Азии, дикие быки сохранились на Иберийском полуострове Европы.

В Греции туры жили во времена Геродота, а в Италии они продолжали до расцвета римского владычества.

Дольше всего сохранились дикие быки в Средней Европе. По историческим сведениям они существовали здесь до начала XVII в. Последние туры жили в Якторовском лесу в Польше. По сообщениям современников [Герберштейн, кардинал Гетаро, Мукаите и др. (по Антониусу)] в 1599 г. их было здесь 24 головы, в 1620 г. сохранилась только одна турица, которая пала в 1627 г. (фиг. 11).

Таким образом, в тех районах Старого Света, где по историче-



ским сведениям развивались наиболее древние цивилизации, дикие быки исчезли значительно раньше, чем в районах более поздних цивилизаций. Одной из важнейших причин вымирания диких быков, вероятно, является сам человек и высоко развитое им домашнее скотоводство, которое постепенно вытесняло своих диких предков.

Аналогичные факты мы имеем в настоящее время на примере географического распространения индийских быков бантенга и гаура, одомашнение которых продолжается до настоящего времени. Основные районы обитания дикого гаура находятся в Перелней Индии, в то время как его одомашненные родичи разводятся главным образом в северной части Задней Индии, где дикие гауры встречаются весьма редко. То же самое наблюдается и у бантенгов. Дикие формы этого быка сосредоточены, главным образом, на материке, в горных районах Задней Индии, а его одомашненные сородичи, так называемый балийский скот, разводятся исключительно на Зондских островах, где очень мало сохранилось диких быков.

Одомашнение крупного рогатого скота, вероятно, происходило в очень многих местах, но не везде одновременно и не с одинаковой интенсивностью. Южная Азия, вероятно, является одним из первичных и основных очагов (вернее областей) одомашнения скота. В южной части Европы, точнее в районах восточного Средиземноморья, одомашнение скота относится также к глубокой древности. Меньше мы знаем об одомашнении крупного рогатого скота в центральной и северной части Азии, а также в Средней Европе. Однако, на основании некоторых археологических и исторических данных, которые будут приведены несколько ниже, можно думать, что и в этих областях происходило самостоятельное приручение рогатого скота.

### Изменчивость домашнего скота

Все ныне существующие породы домашнего крупного рогатого скота, в том числе и зебу, объединяются в один линейевский вид *Bos taurus* или группу *taurina*. В прежнее время зебу выделяли в отдельный вид (Л. Рютимейер) или же причисляли его к группе *Bibos* (К. Келлер, 1896, 1911), но для этого, как увидим ниже, нет никаких оснований.

Домашний скот отличается от своих диких предков целым рядом особенностей. Прежде всего он в среднем значительно мельче тура. Самые крупные породы домашнего скота имеют рост (в холке) не больше 150 см, в то время как рост диких быков, по данным У. Дюрста (1899, 1931), Мельника (1927) и др. достигал 180—190 см и больше. Затем, домашний скот отличается от своих диких предков более широким ареалом своего распространения и значительно большим размахом изменчивости. В настоящее время домашний скот имеется почти

во всех уголках земного шара и разводится в самых различных экологических и географических условиях. Его можно найти на крайнем севере до 70° параллели (Якутия), в тропических странах, в степных, полупустынных, горных и лесных районах. Во всех этих местах домашний скот обнаруживает большую изменчивость форм и признаков. По нашему подсчету на территории только Старого Света в настоящее время имеется свыше 400 пород крупного рогатого скота. Эти породы различаются между собой по ряду признаков телосложения, по росту и продуктивности (табл. 1). Достаточно сравнить такие группы, как индийский зебу и обычный скот, английские мясные породы (шортгорны, герефорды, абердин-ангусы и т. д.) и джерсейский, иллирийский, киргизский и туркменский скот, или серый украинский и комолый финский, чтобы представить себе, как велика амплитуда изменчивости типов и признаков у домашнего скота (фиг. 12).

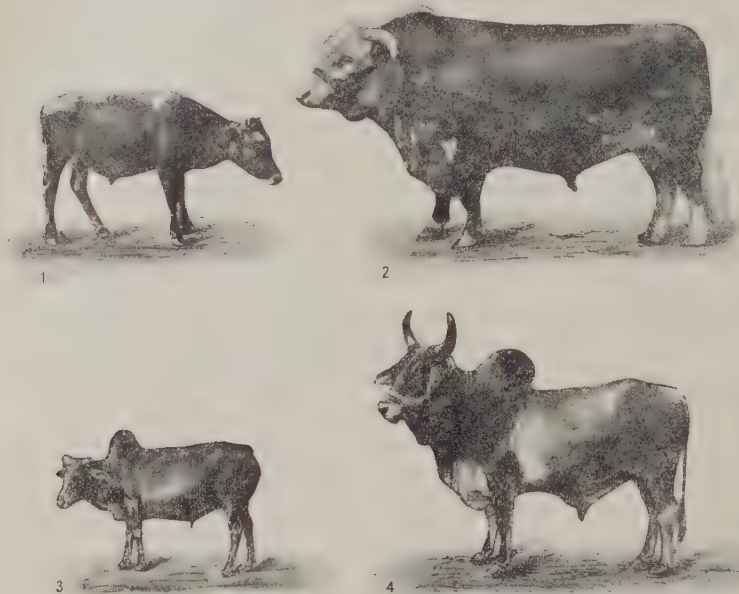
Таблица 1

Амплитуда изменчивости некоторых признаков у домашнего скота

Название пород	Рост в см	Живой вес в кг		Годовой удой молока в кг	
		сред.	макс.	сред.	макс.
Зебу карликов . . . . .	68	—	—	—	—
Иллирийский скот . . . . .	96	—	—	—	—
Киргизский " . . . . .	110	280	400	800	2 000
Калмыцкий " . . . . .	125	380	600	1 000	3 000
Ярославский " . . . . .	120	350	700	2 800	9 267
Остфризский " . . . . .	135	550	800	3 800	17 000
Герефордский " . . . . .	135	650	1 000	3 700	14 635
Симментальский " . . . . .	147	650	900	3 500	7 500

Большое число пород и широкий ареал распространения домашнего скота в основном являются следствием зоотехнической деятельности человека. Последний на основе известных методов разведения преднамеренно выводит определенные формы и создает для них соответствующие условия существования. Но наряду с этим разнообразие признаков и типов домашнего скота определяется также способностью самого скота к изменчивости и пластичности его в отношении приспособляемости к различным условиям существования. Это последнее качество (приспособляемость) присуще вообще всем домашним животным, но у отдельных пород и групп скота оно развито неодинаково. Некоторые культурные породы, как, например, шортгорны, герефорды, швицы, благодаря большей пластичности как акклиматизации в различных географических и экологических условиях в настоящее время разводятся в самых различных областях земного шара. Они имеются в Средней Европе, Южной Азии, Африке, и Австралии Аме-

рике. Голландский скот низменностей, джерсейский, серый украинский и другие породы, отличающиеся относительно меньшей приспособляемостью, имеют более ограниченный ареал своего распространения. К этой последней группе нужно причислить также и зебу, который, несмотря на свою довольно большую область распространения, нигде не выходит за пределы субтропической зоны.



Фиг. 12. Изменчивость крупного рогатого скота по росту: 1) илирийский бык, 2) герефорд, 3) карликовый зебу, 4) индийский зебу

Среди отдельных пород амплитуда изменчивости признаков так же различна. Культурные породы, полученные в результате длительной племенной работы с ними, характеризуются однотипностью окраски, телосложения и роста, а примитивные, наоборот, обнаруживают большую изменчивость по этим признакам. (табл. 2 и 3). По продуктивности (молочность и живой вес) примитивные породы имеют большую однотипность, чем культурные, крайние вариации у которых достигают весьма широких пределов.

Морфологические особенности, равно как и хозяйственные качества каждой отдельной породы, не являются стабильными, а подвержены значительным изменениям под влиянием различных хозяйственных и естественно-исторических условий. Культурные породы, попавшие в неблагоприятные условия существования, не только снижают в значительной степени свои хозяйственные качества, но у них изменяется также ряд морфологических и физиологических особенностей. Такие



Таблица 2

Коэффициент изменчивости некоторых промеров у примитивных и культурных пород

Название пород и число животных	Высота в холке	Высота крестца	Кос. длина туловища	Глубина груди	Ширина груди	Обхват груди	Длина головы	Обхват пясти	Автор
Монгольская n = 275	3.5	1.7	4.3	4.3	8.5	4.8	5.9	10.3	Колесник
Кенозерская n = 98	3.7	3.5	3.9	4.4	—	4.2	3.7	4.2	Хавесон
Киргизская n = 229	3.6	3.7	4.9	4.5	8.5	4.8	4.6	5.5	Лус и Колесник
Калмыцкая n = 327	3.0	2.9	3.9	3.4	8.3	4.5	3.2	4.7	Храмов
Голландская n = 444	2.3	2.3	2.5	2.9	5.4	2.9	—	—	Денкер
Остфризy n = 516	2.7	2.6	3.3	3.6	7.3	3.7	3.7	3.8	"
Вессермашская n = 245	2.8	2.8	3.5	3.5	7.5	4.3	2.9	4.1	"

Таблица 3

Типы основных окрасок у отдельных пород домашнего скота

Название породы скота	Черная	Красная	Бурая	Серая	Чалая	Белая
Серый украинский . . . . .				+		
Шортгорнский . . . . .		+			+	+
Голландский . . . . .	+	+				
Швицкий . . . . .			+			
Джерсейский . . . . .			+			
Ярославский . . . . .	+	+				
Киргизский . . . . .	+	+	+	+	+	+
Якутский . . . . .	+	+	+	+	+	+
Монгольский . . . . .	+	+	+	+	+	+

захудалые породы и отдельные животные отличаются своим мелким ростом, позднеспелостью, узким и коротким туловищем (захудалый серый украинский скот, „тасканский скот“, „пермячки“, карпатский и др.).

Наоборот, при улучшенных условиях содержания изменчивость скота идет в обратном направлении.

По данным Е. Ф. Лискуна (1933) позднеспелый в обычных условиях калмыцкий скот при улучшенных условиях кормления становится более скороспелым. Его рост и живой вес значительно увеличиваются.

То же самое можно видеть на примерах киргизского, узбекского, серо-украинского и других пород скота.

Если ознакомиться с историей образования отдельных пород, то можно видеть, что почти все они возникли под влиянием различных социально-экономических факторов. Лучшие английские породы (шортгорны, герефорды, джерсей, абердин-ангусы) выведены в конце XVIII и начале XIX в., т. е. в то время, когда начался усиленный рост городов и фабрично-заводских поселений, вызвавший большой спрос на продукты животноводства. Голландский скот (в Голландии, Германии, Дании) до половины XIX в. разводился главным образом как молочный. В конце XIX в. усиленный спрос мяса на английском рынке заставил Германию и другие страны перейти на путь выведения мясомолочного и мясного скота. Для этого из Англии были выписаны шортгорны и герефорды, которые оказали затем большое влияние на формирование немецкого скота низменностей (Х. Денкер, 1929).

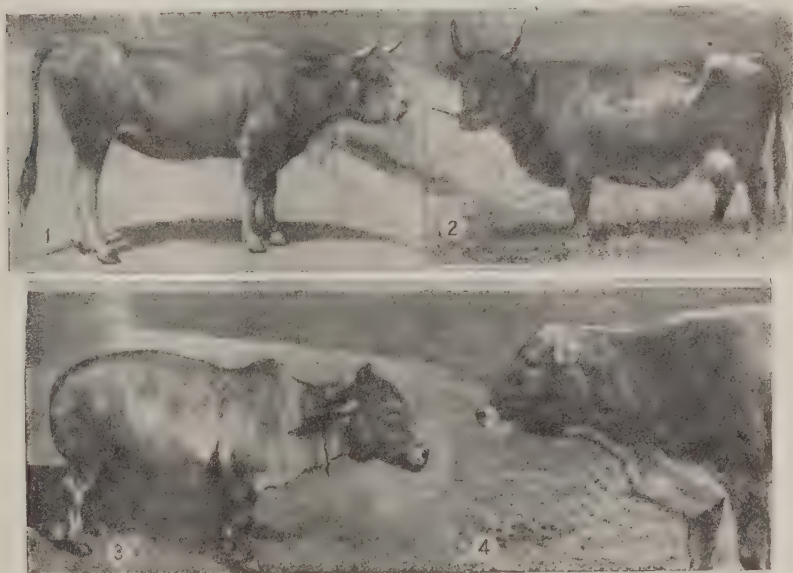
То же самое мы имеем и в древнем мире. В Египте, где рабочая сила в сельском хозяйстве складывалась главным образом из рабов, которых здесь было достаточное количество, развитие скотоводства шло в мясном направлении (У. Дюрст, 1931). В древней Греции, а также на Средиземноморских островах, судя по изображениям на различных картинах, скот разводился, главным образом, рабочего типа. Молочное скотоводство было развито хуже, хотя коров здесь доили также, как и в древнем Египте. Качественное состояние скотоводства в древней Греции, повидимому, стояло на большой высоте. По сообщению Плиния (И. Долгих, 1905) в Греции существовали настолько рослые коровы, что их доили стоя под брюхом (?). То же самое отмечает Элиан относительно ханаанского скота в Финикии. В Керченском зале Эрмитажа среди материалов керченских раскопок имеются оттиски изображения, на котором доильщик коровы помещается под ее брюхом стоя.

Крупный рогатый скот ясно выраженного молочного типа впервые появляется в римский период, о чем можно судить по бронзовой статуе, найденной в Геркулануме (У. Дюрст, 1931).

В течение средних веков качественное состояние скота по историческим данным очень мало изменилось по сравнению с тем, что было в древности. Только в середине XVI в. домашний скот начинает приобретать культурные формы: сначала в Голландии, затем в Швейцарии, Германии, Франции и других странах.

Наряду с хозяйственными и социально-экономическими факторами большое значение в пороодообразовании домашнего скота имеет изменчивость самих животных. В одомашненном состоянии у крупного рогатого скота возник ряд мутаций, которые были подхвачены искусственным отбором и закреплены в потомстве. К числу таких мутаций прежде всего нужно отнести мутации, вызывающие повышенную спо-

способность крупного рогатого скота к молочной и мясной продуктивности. Эти мутации, вероятно, возникали уже и в самом начале разведения домашнего скота, но они подмечались и закреплялись путем искусственного отбора только на известном уровне скотоводческой техники и в соответствующих хозяйственных условиях. В результате отбора и закрепления в потомстве такого рода мутаций в разное время были выведены многочисленные породы молочного и мясного скота.



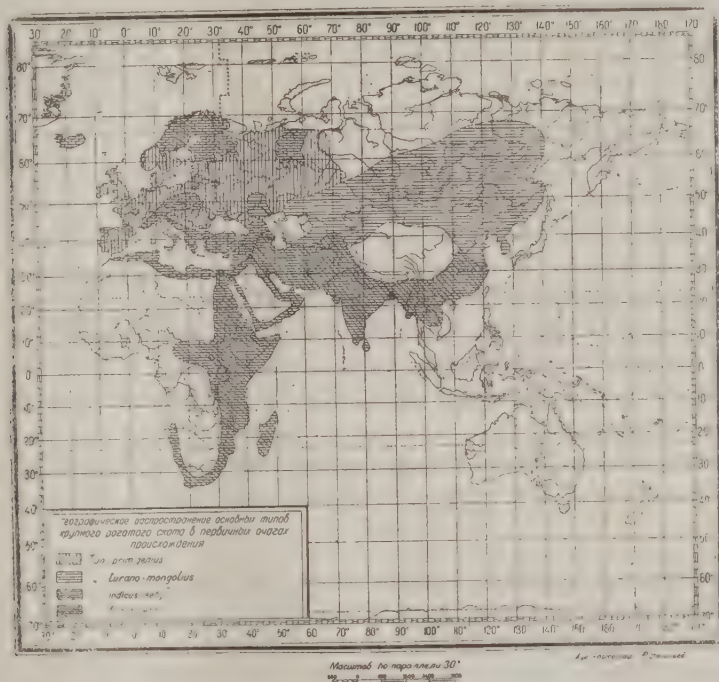
Фиг. 13. Мутации у крупного рогатого скота: 1) бульдогость у швицев, 2) коротконогость породы Декстер, 3) коротконогость у зебу, 4) комолость у швицкого скота

Кроме мутаций, затрагивающих физиологические особенности животных, к числу которых наряду с молочностью и мясностью относятся также скороспелость, стойкость к различного рода заболеваниям и т. д., у домашнего скота мутационным путем возникли новые типы окрасок и ряд морфологических изменений. Как пример такого рода мутаций можно указать на скот ниата с бульдогообразной мордой, возникший в Южной Америке в XVII в., затем, на породу декстер с резко выраженной микромелией и увеличенной способностью к отложению мяса, возникшую в Англии у местного скота керри (фиг. 13)<sup>1</sup>. Сюда же можно отнести и ряд других мутаций: комолость, брахицефалию, доба-

<sup>1</sup> В настоящее время установлено, что скот декстер представляет собой гетерозиготу по летальному гену бульдогости и поэтому при чистом разведении в себе отщепляет 25% бульдогообразных телят, рождающихся мертвыми.







Фиг. 15. Географическое распространение основных типов крупного рогатого скота

стен еще в древнем Вавилоне и Египте (Долгих, 1912; Дюрст, 1931). Таким образом, короткомордость и комолость нужно отнести к числу доместикационных особенностей крупного рогатого скота. К этому же разряду признаков можно отнести и все разнообразие окрасок, которое наблюдается у современных пород домашнего скота. Дикий скот, как это известно по историческим данным, был сплошной серо-бурой окраски (агути) (И. Долгих, 1905). После одомашнивания у рогатого скота в результате мутаций и рекомбинаций их при последующих гибридизациях возник ряд новых окрасок: черная, красная, серая, тигровая, половая и др., а также разные типы пятнистостей.

Несмотря на весьма большую изменчивость признаков по отдельным породам, все же по некоторым признакам можно подметить определенную географическую локализацию их. Лучше всего это видно на примере географического распространения величины и формы рогов.

Если всю популяцию домашнего скота разделить на 4 типа по форме и искривлению рогов: 1) в стороны, в стороны вперед (пример—голландский скот), 2) в стороны, в стороны вверх (пример—серый украинский скот), 3) вверх, в стороны вперед (пример—киргизский скот),

4) вверх, в стороны вверх или назад (пример—калмыцкий скот, зебу), то оказывается (см. карту географического распространения величины и формы рогов, фиг. 14), что первый тип в основном сосредоточен в северной части Европы, второй—на юге Европы, третий—на севере Азии и четвертый—в Центральной и Южной Азии и Африке. Примерно в этих же районах, как увидим ниже, сосредоточены группы домашнего скота, которые различаются между собой по крупности, телосложению, краниологическим и другим признакам. Чем обуславливается такая локализация признаков? Прежде всего, конечно, большое значение имеют эколого-географические факторы, затем, генетико-автоматические процессы в отдельных популяциях и, наконец, что, по нашему мнению наиболее важно,—различный исходный дикий материал, который принимал участие в образовании этих популяций.

#### Естественная классификация, географическое распространение, происхождение и вероятные очаги одомашнивания отдельных групп скота

К настоящему времени в литературе описано довольно значительное число групп и типов домашнего скота, происхождение которых выводится от различных диких предков.

Предложенные различными авторами классификации крупного рогатого скота отражают две точки зрения: монофилетическое и полифилетическое его происхождение. Из представителей первого направления можно указать на Аренандера, Дюрста, Гильцгеймера. Все эти авторы по-разному подходят к решению вопросов о происхождении и классификации домашнего скота. Аренандер (1898) считает, что единственным предком домашнего скота (ископаемые остатки которого фактически не найдены) является комолый скот *Bos aceratos*. От него путем мутаций образовались другие группы: *B. brachyceros*, *B. primigenius*, *B. frontosus* и др. Выше мы уже отмечали, что комолость является доместикационным признаком у рогатого скота, так как она встречается только у домашнего скота как в группе *taurina*, так и у других родов подсемейства *Bovinae*. Поэтому комолость нельзя выставлять как видовой признак диких предков домашнего скота.

По Дюрсту единственным предком домашнего скота был *Bos primigenius* Voj. Различные краниологические типы и группы современного скота, по мнению этого автора, являются лишь модификациями, которые обусловлены различной величиной и формой рогов. Всю популяцию домашнего скота он делит на три группы: 1) безрогая (*B. aceratos*), 2) короткорогая (*B. brachyceros*) и 3) длиннорогая (*B. macroceros*).

Недостатком этой классификации, так же как и предыдущей, является то, что за основу деления домашнего скота на естественные группы эти авторы берут только часть и притом наиболее изменчивых



краниологических признаков, именно рога. Ими не учитываются другие признаки (экстерьер, рост и т. д.) и не принято во внимание географическое распространение этих признаков.

М. Гильцгеймер (1926, 1928) также считает, что единственным предком домашнего скота был *B. primigenius*, но классификация существующих пород у него построена иначе, чем у Дюрста. Исходя из тех соображений, что в одомашненном состоянии у животных наблюдается весьма повышенная изменчивость признаков, Гильцгеймер считает, что все многообразие домашнего скота (по краниологическим признакам, экстерьеру, окраске и т. д.) объясняется проявлением скрытых, не выявленных в условиях естественного отбора, наследственных зачатков диких быков *B. primigenius* Voј. Его классификация домашнего скота построена по принципу соотношения скоростей роста отдельных частей тела в постэмбриональный период. Всю популяцию крупного рогатого скота по Гильцгеймеру можно разбить на следующие группы: 1) скороспелый массивный тип, 2) скороспелый голодный тип, 3) позднеспелый нормальный тип и 4) позднеспелый массивный тип.

Различие в формах черепа у домашнего скота, по мнению этого автора, также объясняется различными скоростями и продолжительностью роста отдельных частей черепа. Тип *brachyceros*, например, по мнению Гельцгеймера, представляет собой юношескую форму, а зебу—сверхвзрослую форму обычного типа *primigenius*.

Несостоятельность такого рода классификации вытекает из того, что эти законы роста при онтогенетическом развитии присущи не только крупному рогатому скоту, но и всем другим домашним животным, и, следовательно, они не отражают специфики данного вида и не открывают путей для решения вопросов о филогенетическом развитии данной группы животных.

Следующая категория классификаций, вытекающая из представлений полифилетического происхождения домашнего скота, имеет значительно большее число приверженцев, чем первая.

Впервые научное обоснование полифилетического происхождения крупного рогатого скота было дано Рютимейером. Его классификация основана на краниологических признаках, по которым он различает следующие 4 группы домашнего скота: 1) *B. brachyceros*, 2) *B. primigenius*, 3) *B. trochoceros* и 4) *B. frontosus*. Последние две группы он склонен объяснять как модификации *B. primigenius*.

Вслед за Рютимейером число краниологических групп домашнего скота, претендующих на независимое происхождение, вскоре было значительно дополнено различными исследованиями. Были описаны: *B. brachycephalus* (Вилькенс), *B. orthoceros* (Штерман, 1924), *B. indicus* (Ганс) и *B. turano-mongolicus* (Колесник, 1936).

Группа скота *brachycephalus*, как выше было отмечено, не имеет своего самостоятельного происхождения.

*Bos orthoceros*, описанный Штегманом, также не может быть выделен в самостоятельную по своему происхождению группу скота, так как систематические признаки этой группы свойственны совершенно различным популяциям домашнего скота (зебу, калмыцкий скот, баллийский скот и т. д.).

Таким образом, остаются 4 краниологических типа домашнего скота: *B. primigenius*, *B. brachyceros*, *B. turano-mongolicus* и *B. indicus*, независимое происхождение которых от различных диких предков пока не вызывает больших сомнений.

Эти группы характеризуются не только определенными краниологическими особенностями, но различаются между собой также по другим признакам (рост, телосложение, экстерьер и т. д.) и имеют свои особые ареалы распространения (фиг. 15, стр. 97).

Наиболее изученной и вместе с тем наиболее определенной в смысле своего происхождения является группа домашнего скота типа *B. primigenius*. К этой группе принадлежит большинство европейских пород, а именно: 1) серый степной скот (украинский, венгерский, сербский и др.), 2) скот северноевропейских низменностей (голландский, восточно-пруссский, шортгорнский, шотландский, холмогорский, ярославский и т. д.), 3) широколобый (симментальский, фрейбургский, лимузинский и др.).

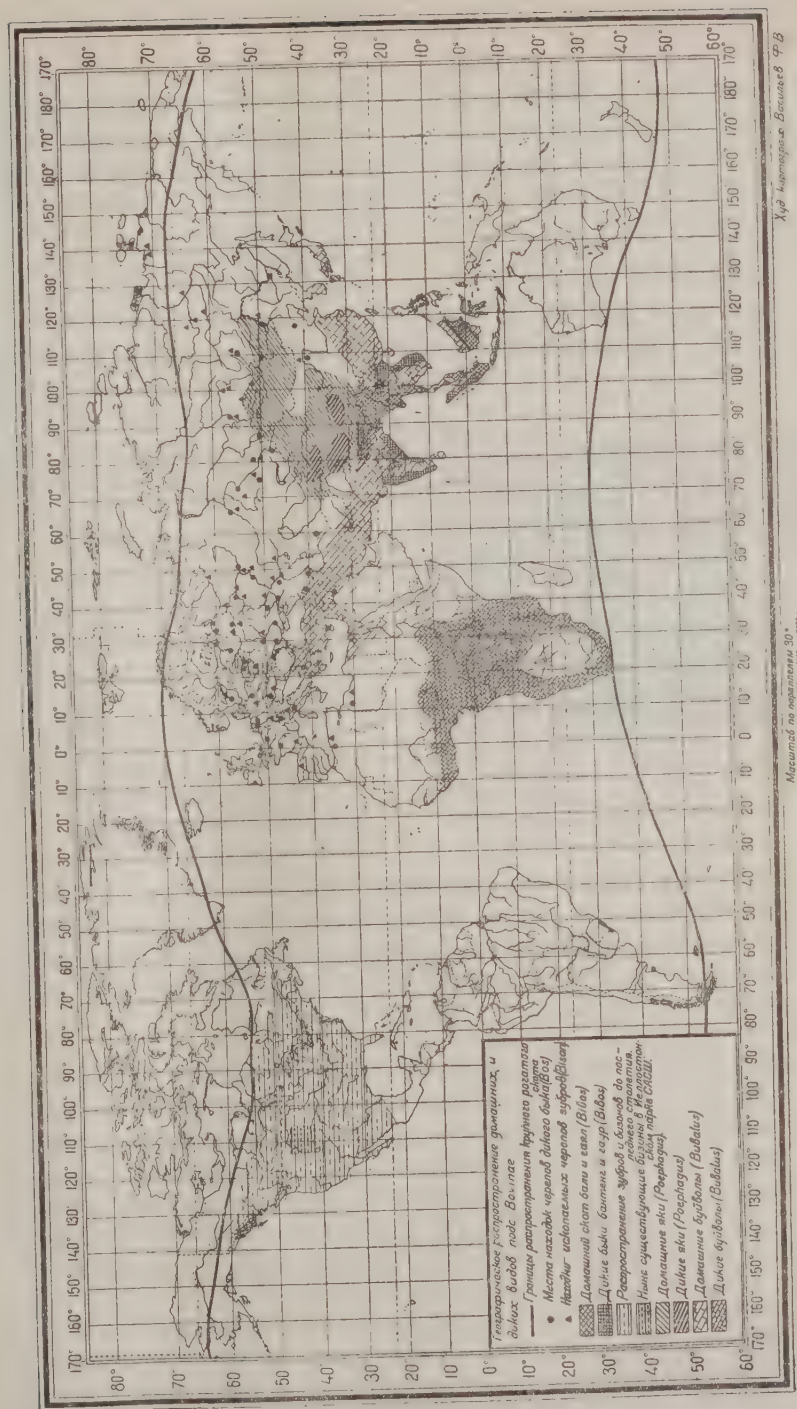
Характерные признаки черепа этой группы скота заключаются в следующем: плоский лоб, прямое междурожье, широкий и низкий затылок, слабо выступающие глазницы, роговые стержни направлены в стороны. По Рютимейеру и Мельнику черепа этой группы домашнего скота во многом сходны с таковыми диких быков *Bos. primigenius* Boj., отличаясь от них только меньшей величиной.

Кроме перечисленных выше пород скота в эту группу входят также: длиннорогий египетский, андалузский (Испания), овернский (Франция), пинцгауэрский (Австрия), лонггорны, черный уэльский, девонский и герефордский скот. Эта подгруппа отличается от предыдущей по существу только одним краниологическим признаком, а именно — наличием тупоугольной выемки по верхнему краю лба на месте соединения *parietalia* и *interparietalia*. В качестве дикого предка для этой последней подгруппы принимается *B. primigenius var. hahni* Hilz., ископаемые черепа которого были найдены в Египте.

Почти все породы типа *primigenius* характеризуются крупным ростом, разводятся в степных районах, равнинах и низменностях. По хозяйственному использованию среди них имеются рабочие, молочные и мясные породы.

Время появления всей этой группы домашнего скота по археологическим и историческим сведениям относится к глубокой древности.

В некоторых районах Передней Азии (Сирия, Ассирия-Вавилония) этот скот был известен больше, чем с 3000—3500 л. до нашей эры

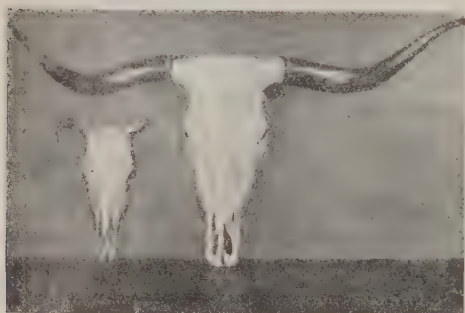


фиг. 16. Географическое распространение домашних и диких видов подсемейства *Vovniac*



(С. Вуллэй, 1931; У. Дюрст, 1899; И. Долгих, 1912, 1929). Очень рано он встречается также в районах северной Персии, в древнем Египте и Греции. В Средней Европе по исследованиям Рютимейера этот скот был известен в период свайных построек. Примерно в этот же период (энеолит), по данным В. И. Громовой и Мельника, он существовал в районах Трипольской культуры (Украина и придунайские степи), о чем свидетельствуют найденные черепа, статуетки, изображения и другие культурно-исторические памятники.

В Средней и Южной Европе домашний скот типа *primigenius* в преобладающем количестве сохранился до настоящего времени, а в Передней Азии и Египте он уже издавна вытесняется более мелким короткорогим скотом. По данным раскопок в Анау (У. Дюрст) такое замещение длиннорогого скота короткорогим началось еще за несколько веков до нашей эры. В настоящее время в Передней Азии и Египте домашнего скота типа *primigenius* сохранилось очень мало. Он имеется только по восточному побережью Средиземного моря в виде небольших островков среди основной популяции короткорогого скота.



Фиг. 17. Череп иллирийского скота (*B. brachyceros*, слева. Череп андалузского скота (*B. primigenius*) справа (по Адамцу)

Одомашнение этой группы скота, вероятно, происходило в нескольких различных местах. Наиболее достоверными из них являются: Иранское нагорье, (Передняя Азия, Месопотамия) придунайские и приднепровские степи Южной Европы. Относительно одомашнения скота типа *primigenius* в Средней Европе и других районах у нас имеется мало сведений.

Следующая группа домашнего скота объединяется краниологическим типом *brachyceros*. К этой группе принадлежит скот Балканского полуострова (Кроация, Далмация, Босния, Герцеговина, Албания, Ю. Сербия и Македония), затем красный польский, ангельский, комолый скандинавский, серо-бурый швицкий, джерсейский, бретанский и др. (фиг. 17) (Адамец, Антониус). Этот тип скота господствует также по северному краю Африки, в Палестине, Сирии, Малой Азии и на Эгейских островах.

Краниологические признаки этой группы по Рютимейеру и Адамцу (1898, 1925) имеют следующие особенности: лобная поверхность неровная: в нижней трети имеется овальная вдавленность, а в верхней — выпуклость, по верхнему краю которой тянется лобный гребень. Междурожье выпуклое. Затылок высокий и узкий. Глазницы силь-

но приподняты вверх. По общей величине череп меньший, чем у *primigenius*.

Все эти особенности, также как и средние величины индексов промеров черепов (табл. 4), довольно резко отличают тип *brachyceros* от *primigenius*.

Таблица 4

Пределы средних величин индексов промеров черепов у различных пород домашнего скота типа *primigenius* и *brachyceros* (по Адамцу, 1930)

№ п/п	Название индексов	<i>Primigenius</i>	<i>Brachyceros</i>	
			рогатый	комолый
1	Длина рога . . . . .	101.2—39.6	43.8—30.6	—
	Основная длина черепа . . . . .			
2	Обхват рога . . . . .	48.0—31.7	28.0—25.7	—
	Основная длина черепа . . . . .			
3	Высота затылка наим. . . . .	92.2—69.3	110.8—92.8	108.7—99.2
	Ширина затылка наим. . . . .			
4	Ширина затылка наим. . . . .	40.4—28.5	29.2—23.7	30.0—26.6
	Основная длина черепа . . . . .			
5	Ширина височной ямы . . . . .	99.7—59.2	159.0—133	121.0—82
	Глубина височной ямы . . . . .			
6	Ширина височной ямы . . . . .	17.6—10.4	7.3—6.2	9.7—8.8
	Основная длина черепа . . . . .			
7	Основная длина черепа . . . . .	468—409	409—350	431—399

Несмотря на то, что в пределах группы *brachyceros* имеются весьма различные культурные (швицы, джерсей и др.) и примитивные (илирийский скот) породы, все же между ними наблюдается довольно большое сходство по ряду морфологических признаков. Почти все породы этой группы имеют светло окрашенное кольцо кругом носа и светлый ремень по спине (агути). Большинство пород имеет бурую масть. Разводится этот скот как в горных районах, так и в долинах.

Относительно происхождения типа *brachyceros* существуют 3 точки зрения: 1) *B. brachyceros* является захудалой формой *B. primigenius* (Неринг, Дюрст, Гильцгеймер), 2) *B. brachyceros* ведет свое происхождение от зебу или от бантенга (Келлер, Кулешов, Штегман) и 3) *B. brachyceros* имеет своих независимых диких предков в Европе (Рютимейер, Адамец). Последнее предположение нам представляется наиболее вероятным, хотя оно еще и не окончательно обосновано.

Возражения против самостоятельного происхождения этой группы скота обычно вытекают из того, что некоторые характерные признаки *B. brachyceros* толкуются как доместикационные изменения, а также

и из того, что дикие предки этой группы в археологических раскопках встречаются крайне редко. По литературным данным в числе ископаемых остатков диких быков было найдено только 4 черепа этого типа. Первый из них был описан Оуэном из английского плиоцена под названием *B. longifrons*, второй Полигом из Италии — *B. brachyceroides* (*B. mastodontis*), третий Адамцем из северо-западной Галиции (*Krzesowie*) и четвертый тем же автором из Польши (Памяtkово). Все эти черепа, по описанию авторов, принадлежат дикому виду быков, между тем по ряду признаков и общей величине они очень сходны с черепом домашнего скота. Это последнее обстоятельство позволяет думать, что число описанных черепов дикого *B. brachyceros* могло оказаться меньше, чем их было найдено в действительности, так как кости этого тура трудно отличать от таковых домашнего скота, под видом которых они могли быть описаны. Во всяком случае факт существования дикого быка типа *brachyceros*, по мнению перечисленных выше авторов, можно считать вполне доказанным.

Теория о происхождении домашнего скота типа *brachyceros* от *primigenius* путем измельчания последнего в неблагоприятных условиях существования нам представляется пока мало обоснованной. Еще со времени Рютимейера известно, что домашний скот типа *brachyceros* в ряде мест Европы встречался значительно раньше, чем *primigenius*. На первых порах одновременного существования обеих групп скота между ними наблюдалось довольно сильное различие. В настоящее время провести резкую границу между этими типами гораздо труднее, так как большинство современных пород имеет гибридное происхождение. Многие из них обладают в большей или меньшей степени признаками того и другого типа. Поэтому при разведении такого рода гетерозиготного материала благодаря расщеплению в популяции могут появляться оба типа, из которых в результате естественного и искусственного отбора сохранится тот, который является наиболее приспособленным к данным природным и хозяйственным условиям. Это последнее обстоятельство часто толкуется как изменение одного типа в другой под влиянием тех или иных хозяйственных условий. В качестве примера такого рода „превращений“ иногда приводят красный немецкий колониистский скот (А. А. Браунер, 1922), который, якобы, имея в начале признаки *primigenius*, под влиянием плохих условий содержания приобрел признаки *brachyceros*. Для таких вновь образовавшихся пород этого типа скота А. А. Браунер предложил особое название *neobrachyceros* в отличие от более древних пород *archibrachyceros*. Допуская возможность коренного изменения морфологических (и краниологических) типов скота под влиянием различных природных и хозяйственных причин, все же нужно отметить, что данные образования и истории красного немецкого скота не подтверждают высказанного предположения. Эта порода, как известно, воз-



ника в результате гибридизации серого украинского скота и красно-пестрого остфризского. Современная фризсландская, так же как и голландская, порода скота, по исследованиям Гreve (К. Денкер) возникла в результате давнишней гибридизации мелкорослого местного скота типа *brachyceros* и привозного крупного типа *primigenius*. Из этой группы впоследствии образовалось красно-пестрое отродие остфризсландского скота, которое по А. Стаффе (1925) является типичным представителем группы *B. brachyceros*. В результате гибридизации этого скота с серым украинским образовалась красно-немецкая порода, которая несет в себе, таким образом, зачатки того и другого типа. Естественно, что при разведении этого скота в популяции могли выклиниваться животные как типа *brachyceros*, так и типа *primigenius*.

Также мало вероятной нам кажется теория К. Келлера о происхождении *B. brachyceros* от зебу и бантенга. Последний является представителем рода *Bibos*, резко отличного по ряду морфологических и физиологических признаков от *Bos*. Зебу также весьма резко отличается от европейских пород скота, в том числе и от *brachyceros*; характерные признаки его мы приведем несколько ниже при описании группы *B. indicus*.

По историческим и археологическим данным крупный рогатый скот типа *brachyceros* был широко распространен в прежнее время по всей Средней и Северной Европе. В начале нашей эры (600—800, К. Денкер, 1929) короткорогий скот был преобладающим типом по северному побережью Голландии, Германии, на Скандинавском полуострове (Н. Функвист, 1927) и в южной части Англии. В период свайных построек (около 3000—2000 лет до нашей эры) скот этого типа был преобладающим в Средней Европе.

Наиболее древние следы существования домашнего *brachyceros* имеются на средиземноморских островах: Крит, Сардиния, Сицилия и др. На острове Крит короткорогий скот был известен значительно раньше, чем крупный длиннорогий (К. Келлер, 1911). На различных памятниках древневавилонского государства (около 3000 лет до нашей эры) и в Египте также имеются изображения короткорогого скота (У. Дюрст, 1899).

Одомашнение этого типа скота, так же как и *primigenius*, вероятно, происходило в различных местах, главным образом, в районах восточного Средиземноморья и Средней Европы (фиг. 18).

Третья группа домашнего скота—зебу (*Bos indicus*)—является менее изученной, чем две предыдущие. Современные сведения об этой группе скота в большинстве случаев исчерпываются характеристиками общего типа некоторых основных, наиболее известных пород зебу. Между тем эта группа скота, расселенная по обширной территории Южной Азии и большей части Африки, отличается большой изменчивостью признаков и распадается на значительное количество отдель-

ных подгрупп и пород. Среди индийских пород зебу наиболее известными являются: гуиратская, неллорская, гиссарская, браминская и майсурская. В пределах каждой из этих пород зебу имеется довольно большое количество отдельных отродий, которые резко различаются между собой по росту и по телосложению (фиг. 18 и 19).



Фиг. 18. Индийский зебу майсурской расы (по Дюрсту)

Основной областью распространения зебу является Передняя Индия. Отсюда он распространился на запад (Персия, Афганистан и т. д.) и на восток (Кохинхина, Индо-китай, Малайский полуостров и т. д.).

Наиболее крупные породы разводятся в северо-западной части Передней Индии и в Бенгалии (браминский скот). По Мюллеру

(1903) высота в холке этого скота в среднем достигает 160 см и больше. У подножия Гималаев и на Малабарском побережье разводятся наиболее мелкие породы, среди которых нередко встречаются комолые и карликовые формы. Самые мелкие породы зебу, по Дюрсту, (1931), имеют рост в среднем около 67 см.

В связи с тем, что крупный рогатый скот в Индии в прежнее время относился к числу священных животных, молоко и мясо которых местное население не употребляло в пищу, хозяйственное использование животных шло главным образом по линии рабочей производительности. Зебу, особенно его крупные и средние породы, используются как вьючные животные, запрягаются в повозки для перевозки грузов, плуг и употребляются под верховую езду. В последние годы англичане используют зебу для военных целей в артиллерийских частях и для кавалерии туземных войск. Некоторые породы зебу, в частности амрут-магальская (в Майсуре) могут развивать довольно большую резвость. В литературе имеются сведения (Брем), когда верховые зебу покрывали расстояние в 100 английских миль в течение  $2\frac{1}{2}$  дней.



Фиг. 19. Индийский зебу онгольской расы (по Меркенсу)

В Индо-Китае и южной части Китая зебу в значительной степени изменился в сторону обычного крупного рогатого скота. Рост его в среднем (Вагнер, 1926) достигает 112—114 см, живой вес—около 320—350 кг.

В Афганистане, Персии и Малой Азии зебу представлен также менее типичными формами, чем в Индии. Здесь разводятся, главным образом, мелкие породы—в среднем 110—115 см в холке.

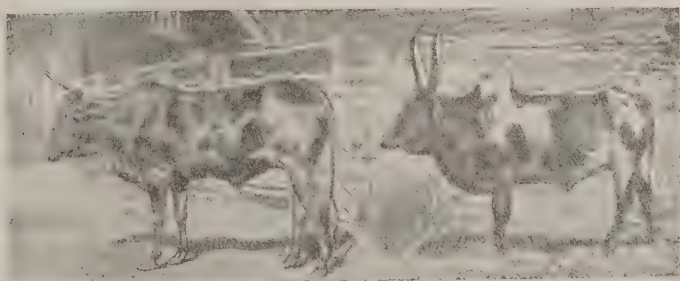
Весьма большое количество пород и отродий зебу имеется в Африке. Различие между отдельными породами по росту и телосложению достигает больших пределов (фиг. 20 и 21).

Наиболее рослыми представителями африканского зебу является хамитский скот (или скот ватусси). Жировой горб у него в значительной степени редуцирован, особенно у коров. Этот скот является наиболее длиннорогим из всех существующих пород. По Адамцу длина рогов у хамитского скота достигает 150 см и больше, с обхватом у основания около 40—50 см (фиг. 20).

В восточной части Африки, в районе Сомали, разводятся наиболее мелкорослые породы африканского зебу. Здесь наряду с рогатыми животными довольно часто встречаются комолые и с подвижными рогами (фиг. 21).



Фиг. 20. Длиннорогий африканский скот ватусси (по Брему)

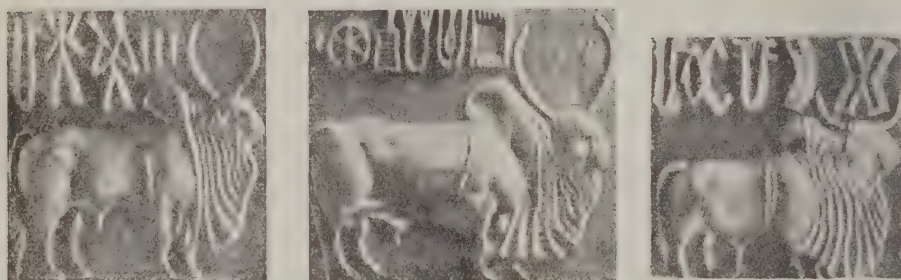


Фиг. 21. Типы африканских зебу

Основная область распространения африканского зебу находится в верховьях р. Нила, в Нубии, Абиссинии, Сомали, в Центральной Африке в районе экваториальных озер, а также в южной части материка и на острове Мадагаскар.



Характерные особенности всего многообразия форм азиатского и африканского зебу, которые позволяют выделять этот скот в одну общую группу, заключаются в следующем: наличие мускульно-жирового горба на холке, большой подгрудок, отвислые уши, высоконоготность; из краниологических признаков: узкая длинная голова, выпук-



Фиг. 22. Типы зебу древней Индии (по Маршаллу)

лый (особенно у самцов) лоб, слабо выдающиеся наружу глазницы и в большинстве случаев сильно приподнятые, иногда направленные назад рога.

Время появления зебу со всеми характерными для них признаками относится к глубокой древности. По Огто Келлеру (1877) горбатых быков уже знали ведды в Индии. В их лексиконе слово *ushtra*, обозначающее горбатый скот, первоначально служило для обозначения верблюдов, затем этим словом стали называть и крупный рогатый скот. В раскопках Мохенжо-Дэро (Маршалл, 1931) к северу от Гайдерабада между Индом и Когистаном были найдены различного рода оттиски на белом камне, где были изображены горбатые и безгорбые домашние быки. По определению Маршалла эти находки датируются около 3000—2500 лет до нашей эры (фиг. 22).



Фиг. 23. Древневавилонский зебу по отпечатку на камне, найденном при раскопках в Уре (из Гадда).

Изображения зебу имеются также на различных памятниках древней Ассирии и Вавилонии. В раскопках Ура (один из древнейших городов южного Вавилона) были найдены выгравированные на белом камне отпечатки (Гадд, 1932) с изображениями горбатых быков. Эти находки по стилю рисунка и надписям очень похожи на те, которые были найдены Маршаллом в Индии; они датируются примерно за 2000 лет до нашей эры (фиг. 23).

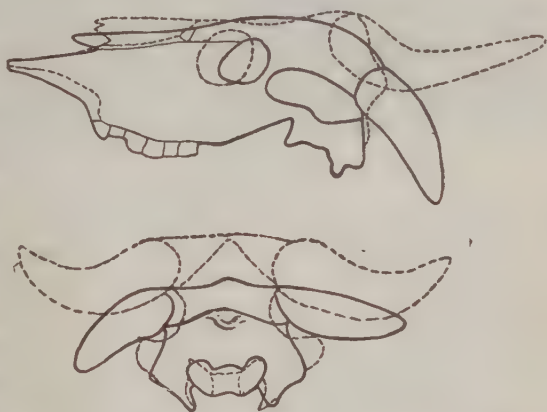
Имеются указания также о существовании зебу в древнем Египте (по Дюрсту примерно за 3000 лет до нашей эры). Горбатый скот древ-

него Египта по Отто Келлеру был несколько иного типа, чем индийский, но имел красно-пеструю окраску. В Египте, по мнению этого автора, зебу не является аборигенным скотом, а попал сюда из южных областей Африки (от негров), частью торговым путем, частью в виде военной добычи. По Дюрсту и К. Келлеру древнеегипетский горбатый скот имеет азиатское происхождение.

Дикие быки типа зебу ни по археологическим, ни по историческим сведениям нам неизвестны. Поэтому вопрос о происхождении горбатого скота пока остается открытым.

По теории К. Келлера, Штегмана и др. зебу является потомком и ближайшим родственником дикого бантенга (*Bibos banteng* Raffl.).

Основанием к такому предположению послужило некоторое сходство краниологических признаков и близость географического распространения зебу и бантенга. Однако подробные исследования Ганса (1915), Адамца (1925), Соммерфельда (1927) и др. показывают, что сходство между этими группами скота может быть только самым поверхностным. Одомашненный бантенг, так называемый скот Бали, весьма резко



Фиг. 24. Сравнение черепов балийского скота и зебу (по Гансу) (пунктир — балийский скот, сплошная линия — зебу)

отличается по ряду краниологических и экстерьерных признаков от зебу. При этом наиболее сильные различия заключаются в строении затылка. У балийского скота он очень высокий и узкий (типичный для *Bibos*), у зебу сравнительно широкий и низкий. Довольно существенные различия между ними имеются также в строении лобных костей (фиг. 24). Кроме морфологических различий между этими группами скота наблюдается также довольно большая физиологическая отдаленность. При скрещивании зебу и бантенга получается неплодовитое по линии самцов потомство, в то время как при скрещивании его с обыкновенным домашним скотом получается вполне плодовитое потомство обоих полов. Таким образом, зебу может быть вполне определенно причислен к группе *taurina*, резко отличной от рода *Bibos*, представителем которого является бантенг.

Область происхождения горбатого скота зебу, вероятно, находится в северной части Передней Индии. Здесь имеются сведения о наибо-

лее древнем существовании этого скота, и здесь сосредоточено наибольшее количество локальных форм зебу.

Последней группой домашнего скота по нашей классификации является *B. turano-mongolicus* (Колесник, 1936). Эта группа объединяет крупный рогатый скот Центральной и Средней Азии, куда входит калмыцкий, киргизский, якутский, сибирский, сойотский, монгольский и манчжурский скот. Все эти породы до настоящего времени были плохо изучены, поэтому вопрос о их происхождении различными авторами толковался по-разному.

На основании материалов, собранных экспедициями Академии Наук СССР в Киргизии, Казахстане, Туркмении, Монголии, Якутии и других республиках, мы можем теперь более или менее вплотную подойти к решению этих вопросов.

По нашим исследованиям крупный рогатый скот перечисленных выше пород имеет ряд особенностей по краниологическим и экстерьерным признакам, которые позволяют объединить эти породы в одну самостоятельную группу. Из краниологических признаков наиболее существенными являются короткий и сравнительно широкий лоб, продольная вогнутость лба, узкое, прямое или вогнутое междурожье, почти полное отсутствие затылочного гребня, относительно широкий затылок в области височных ям, сильно приподнятое направление рогов (таб. 5). Череп в общем и короткий и широкий, с сильно выдающимися в стороны и вверх глазницами. Из экстерьерных признаков можно указать на относительную коротконогость, короткое, но широкое и глубокое туловище и сравнительно небольшую



Фиг. 25. Корова калмыцкой породы

нует крупный рогатый скот Центральной и Средней Азии, куда входит калмыцкий, киргизский, якутский, сибирский, сойотский, монгольский и манчжурский скот. Все эти породы до настоящего времени были плохо изучены, поэтому вопрос о их происхождении различными авторами толковался по-разному.



Фиг. 26. Корова монгольской породы

приподнятое направление рогов (таб. 5). Череп в общем и короткий и широкий, с сильно выдающимися в стороны и вверх глазницами. Из экстерьерных признаков можно указать на относительную коротконогость, короткое, но широкое и глубокое туловище и сравнительно небольшую



голову. Скот в общем обнаруживает компактное и крепкое телосложение.

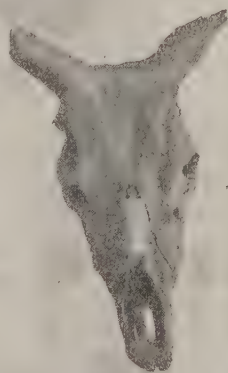


Фиг. 27. Черепа *B. turano-mongolicus*: 1) калмыцкий вол, 2) монгольский бык

Несмотря на весьма обширный ареал своего распространения, который тянется от Якутска до Памира и от Урала до Дальнего Востока, крупный рогатый скот группы *turano-mongolicus* обнаруживает сравнительно небольшие различия между отдельными породами. Почти все они относятся к разряду мелкорослых, с высотой в холке в среднем около 108—112 см и живым весом от 250 до 300 кг при существующих экстенсивных условиях его разведения.

Признаки, типичные для всей группы в целом, наиболее резко выражены и наиболее часто встречаются у калмыцкого и монгольского скота (фиг. 25 и 26). Киргизский скот, особенно в западной и северо-западной части своего распространения, а также сибирский и отчасти якутский несколько модифицирован в сторону европейских пород скота. Индивидуальная изменчивость, особенно по окраске и некоторым особенностям телосложения внутри каждой породы, достигает весьма больших пределов.

Относительно давности существования этой группы скота в литературе имеется весьма мало сведений. По данным раскопок, произ-



Фиг. 28. Череп домашнего скота из раскопок Ильмовой Пади (по Павловой)

веденных Государственной академией истории материальной культуры, известно, что домашний скот в этих районах существовал уже в период Минусинской культуры (по датировке ГАИМК примерно около 2500 лет до нашей эры). В некоторых местах Сибири и Забайкалья были найдены костные остатки и изображения домашних животных, относящиеся к более поздним Афанасьевской и Андроновской эпохам. К сожалению, эти находки до сих пор никем не описаны, поэтому для наших целей они не могут быть полностью использованы (фиг. 27).

В раскопках Суджинского доисторического кладбища, произведенных Талко-Гринцевичем (1898) в районе р. Джиды (южная часть Бурято-Монголии), вместе с костными остатками человека и предметами из бронзы и железа были найдены и черепа крупного рогатого скота (фиг. 28). Эти черепа по описанию М. Павловой (1910) имеют признаки, которые характерны для современного монгольского и калмыцкого скота. Наиболее существенные из них следующие: приподнятые вверх роговые стержни, узкое и слабо вогнутое междурожье, неровная поверхность лба и выдающиеся вперед глазницы. По датировке ГАИМК эти находки относятся примерно к началу нашей эры (фиг. 28).

Таблица 5

Промеры черепов у различных пород и типов домашнего крупного рогатого скота

Породы Название промеров	Монголь- ская	Калмыцкая по П. Н. Ку- лешову	Якутская по Шубской и Салтыкову	Киргизская	<i>Prinigenius</i> по Браунеру ср. для типа	<i>Brachyceros</i> по Браунеру ср. для типа	Туркмен- ская	Зебу по Гансу	Скот Бали по Гансу	Бантег из Борнео по Гансу
1. Основная длина черепа . . . .	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
2. Передняя дли- на черепа . . .	104.0	103.2	107.2	107.2	110.4	110.5	113.0	115.0	100	102.5
3. Длина лба до носовых костей	44.6	44.0	44.7	49.2	50.4	51.4	52.6	53.0	47.0	43.7
4. Ширина лба наибольшая . .	52.2	49.5	52.5	51.7	47.4	48.7	45.9	47.9	46.0	48.0
5. Ширина лба наименьшая . .	40.5	39.3	41.3	42.1	36.0	37.4	38.6	—	42.0	43.0
6. Ширина меж- дурожья . . . .	25.3	33.8	27.5	30.5	43.8	41.7	36.2	27.8	33.4	35.8
7. Высота затыл- ка наибольшая	29.6	30.5	29.1	30.6	33.8	37.2	28.9	29.6	39.6	40.8
8. Ширина затыл- ка наибольшая	47.3	51.7	49.6	47.1	47.4	47.3	41.3	44.0	52.5	50.0
9. Ширина затыл- ка наименьшая	31.6	31.2	30.1	32.3	28.9	29.0	30.3	33.2	19.6	18.3

Происхождение домашнего скота группы *turano-mongolicus* по литературным данным представляется в следующем виде. Киргизский и сибирский скот по Богданову (1913) является типичным потомком *B. primigenius* Boj. Калмыцкий скот по Кулешову имеет своим предком зебу, а по Штегману—балийский скот или даже бантенга. В происхождении якутского скота также допускалось (Е. И. Шубская и Ф. И. Салтыков, 1931) некоторое участие зебу и балийского скота. В общем, вся эта группа домашнего скота в представлении различных авторов имела несколько видов диких предков, которые являются представителями различных родов (*Bos* и *Bibos*). Если бы это было так, то в современной популяции домашнего скота Центральной, Средней и Северной Азии мы имели бы исключительное разнообразие признаков и типов. Однако, как показывает ряд исследований (Н. Колесник, 1936; Я. Лус и Н. Колесник, 1930; Я. Лус, 1928; Е. И. Шубская и Ф. И. Салтыков, 1931), этого не наблюдается. Наоборот, вся эта группа домашнего скота характеризуется относительно большой консолидированностью признаков. Кроме того, сравнение краниологических и экстерьерных признаков домашнего скота группы *turano-mongolicus* с представителями других групп показывает, что по ряду морфологических признаков этот скот представляет собой совершенно самостоятельный тип, резко отличный от *primigenius*, *brachyceros*, *indicus* и бантенга.

Все это позволяет нам думать, что крупный рогатый скот рассматриваемой группы ведет свое происхождение не от разных, а от одного вида диких быков. Это же мнение раньше было высказано Адамцем. Этот автор считает, что калмыцкий скот является типичным представителем монгольского скота и оба вместе ведут свое происхождение от дикого азиатского быка, предком которого мог быть *Bos namadicus* Fal.

На основании некоторого сходства краниологических признаков между *turano-mongolicus* и зебу (табл. 5) можно думать, что дикие предки обеих групп также были сходны между собой и, возможно, представляли собой лишь локальные расы (или подвиды?) одного общего дикого азиатского быка. Общим прапредком обеих групп азиатского скота действительно мог быть *B. namadicus* Fal.

Таким образом, современные породы крупного рогатого скота, по нашему мнению, имеют несколько диких предков, подвидов одного полиморфного вида или близких видов. Просмотренные выше 4 группы *B. primigenius*, *B. brachyceros*, *B. indicus* и *B. turano-mongolicus*, вероятно, не исчерпывают всего многообразия форм диких быков, которое существовало в тот период, когда человек начал производить одомашнивание диких животных, но более или менее подробных и достоверных сведений о их полиморфизме мы пока не имеем. Существующие данные по изучению ископаемых черепов диких быков, как выше было отмечено, являются недостаточно полноценными, так как число



описанных черепов по сравнению с количеством форм быков, существовавших в свое время, в общей сложности не велико. Большая часть из них, вероятно, совсем исчезла, не оставив каких-либо следов существования, ибо сохранность черепов, так же как и других костных остатков, зависит от почвенных, климатических и других условий, в которых они могли оказаться. На основании палеозоологических данных в качестве предков домашнего скота выставляются только две формы диких быков: *B. primigenius* и *B. brachyceros*. Существование других форм: *B. indicus* и *B. turano-mongolicus* выясняется из данных подробного изучения современных пород домашнего скота и их географического распространения. Насколько они являются самостоятельными в смысле своего происхождения, покажут дальнейшие исследования по выяснению природы систематических признаков и наследственных особенностей каждой отдельной группы.

Институт генетики  
Академии Наук СССР.  
Москва.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Adametz L., Kranologische Untersuchung des Wildrindes von Pamjatkowo, Arb. d. Lehrkanzel f. Tierzucht. a. d. Hochsch. f. Bodenkultur in Wien, B. III, 1925.
2. Adametz L., Über den Schädelbau, die Herkunft und die vermutliche Abstammung des im südöstlichen Europa verbreiteten Kalmückenrindes, там же.
3. Adametz L., Studien über *Bos (brachyceros) europaeus*, die wilde Stammform der Brachyceros-Rassen des europäischen Hausrindes, Journal für Landwirtschaft, B. 46, H. 3, 1898.
4. Adametz L., Untersuchungen über das Rind der Wahima (Watussi) Stamme, Journal für Landwirtschaft, B. 42, H. 2, 1894.
5. Adametz L., Die Bedeutung der „Abzeichen“ des Banteng (*Bibos banteng* Rafil.) und des Ur für das Abstammungsproblem des Hausrindes. Biologia Generalis, B. IX, 1—3, 1933.
6. Adametz L., Der sexuelle Dimorphismus am Schädel des Urs und seine Beziehungen zum Rassen- und Abstammungsproblem des Hausrindes, Biologia Generalis, B. VI, 1, 1930.
7. Adametz L., Neues über das disproportionieren Zwergwuchs (Achondroplasie), Zeit. f. Tierzüchtung u. Züchtbiologie, B. III, 1925.
8. Adametz L., Общая зоотехния, 2 изд., 1931.
9. Amschler W., Über das Vorkommen der letzten Wisente in Kaukasus und in der Mongolei, Züchtungskunde, B. 5, H. 4, 1930.
10. Antönis O., Stammesgeschichte der Haustiere, 1922.
11. Arenander, Studien über das ungehörnte Rindvieh im nordlichen Europa unter besonderer Berücksichtigung der nordschwedischen Fjellrasse nebst Untersuchungen über die Ursachen der Hornlosigkeit, Beitr. aus dem Physiologischen Laboratorium u. d. Versuchsanstalt des landw. Inst. d. Univers. Halle, 1898.
12. Богданов Е. А., Происхождение домашних животных, 1913.
13. Браунер А., Очерки истории животноводства причерноморских и азовских степей. Вісті с.-х. інституту, В. 4, 1928.
14. Браунер А., Породы сельскохозяйственных животных. Рогатый скот, 1922.

15. Brehm, Tierleben, Säugetiere, 1922.
16. Долгих И., Мнимый единорог, риму и рэм Востока, ур и тур Европы, *Bos primigenius* палеонтологии, 1905.
17. Долгих И., Культура крупного рогатого скота. Скотоводство у вавилонян, евреев, древнейших персов, арабов, индийцев, китайцев, египтян и других народностей, 1912.
18. Долгих И., К трехсотлетию исчезновения тура, 1923.
19. Dencker Cl., Die Umzuchtung des schwarzweissen Niederungvieh in der Oldenburger Wesermasch unter besonderer, Berücksichtigung variations statistischer und konstitutioneller Beurteilungsmethoden, Kühn-Archiv, B, 22, 1929.
20. Duerst U., Grundlagen der Rinderzucht, 1931.
21. Duerst U., Die Rinder Babylonien, Assyrien und Aegypten, 1899.
22. Duerst U., Das Horn der Cavicornia, seine Entstehungsursache, seine Entwicklung, Gestaltung und Einwirkung auf den Schädel der horntragenden Wiederkäuer, Denkschr. d. Schweizer. Naturforschenden Gesellschaft, B. LXX, Ab. 1, 1926.
23. Duerst U., Animal remains from the excavation of Anau and the horse of Anau in its relation to the races of domestic horses. Explorations in Turkestan Expedition of 1904. Prehistoric civilizations of Anau, 1908.
24. Gadd C., Seals of ancient indian style found at Ur, Proceedings of the British Academy, 1932.
25. Гааке В., Животный мир Азии, Африки и Америки, т. 2, 1902.
26. Gans H., Banteng (*Bibos sondaicus*) und Zebu (*Bos indicus*) und ihre gegenseitiges Verhältnis nebst Ausführungen über den Einfluss der Domestikation beim Banteng, Gaur, Ur und Yak, Anaug.-Dissertation, 1915.
27. Громова В. И., Материалы к познанию фауны Трипольской культуры, Ежегодн. Зоол. музея Акад. Наук СССР, 1927.
28. Громова В. И., Первобытный бык (*Bos primigenius* Boj.) в СССР, Ежегодн. Зоол. музея Акад. Наук СССР, XXXII, 3, 1931.
29. Громова В. И., Первобытный зубр (*Bison priscus* Boj.), рукопись, 1934.
30. Hilzheimer M., Die Umbildung der Schädelform der Haustiere infolge der Domestikation, Zeit. f. Tierzüchtung, XII, H. 1, 1928.
31. Hilzheimer M., Natürliche Rassengeschichte der Haussaügetiere, 1926.
32. Keller Otto, Tiere des klassischen Altertums in kulturgeschichtlichen Beziehung, 1887.
33. Keller C., Das afrikanische Zebu-Rind und seine Beziehungen zum europäischen Brachyceros-Rind, Festschr. der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 1746—1896, II, 1896.
34. Keller C., Studien über die Haustiere der Mittelmeere-Inseln, Neue Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, B. XLVI, Abh. 2, 1911.
35. Келлер К., Естественная история домашних животных, 1910.
36. Колесник Н. Н., Крупный рогатый скот Монголии и его происхождение, труды Монгольской Комиссии Академии Наук СССР, вып. 22, 1936.
37. Кулешов П. Н., Особенности черепа калмыцкой породы скота, Сельское хозяйство и лесозаводство, ч. V-VIII, 1888.
38. La Baume W., Beitrag zur Kenntnis der fossilen und subfossilen Boviden, 1909.
39. Leithner C., Der Ur, Ber. int. Ges. z. Erhalt. d. Wisents, Bd. 2, H. 1—2, 1927.
40. Leche W., Sven Hedins scientific results of a journey in Central Asia 1899—1902, vol. VI, part 1, 1904.
41. Лискун Е. Ф., Обильное кормление мясного молодняка крупного рогатого скота, Проблемы животноводства, № 1, 1933.
42. Лус Я. Я. и Колесник Н. Н., Крупный рогатый скот кочевого населения Киргизии, Мат. ком. экспедиц. исслед. Акад. Наук, вып. 21, серия Киргизская, ч. 1, 1930.

43. Lydekke K., The Ox and its Kindred, 1912.
44. Marshall I., Mohenjo-Daro and the Indus Civilization, 1931.
45. Melnyk O., Die Neolitischen Haustiere Südosteuropas, Zeit. f. Tierzüchtung und Zucht, XI, H. 1, 1928.
46. Melnyk O., Da Wildrind Osteuropas und seine Domestikation, Zeit. f. Tierzucht, B. IX, H. 3, 1927.
47. Müller R., Die geographische Verbreitung der Wirtschaftstiere mit besonderer Berücksichtigung der Tropenländer, 1903.
48. Павлова М. В., Описание ископаемых остатков млекопитающих Троицко-савско-кяхтинского музея, Тр. Троицко-савско-кяхтинск. отд. Приамурск. отделения ИРГ о-ва, т. XIII, вып. 1, 1910.
49. Rüttemeyer L., Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes, Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft, B. XXII, 1867.
50. Sommerfeld, Das Madurarind, ein hervorragender Typ der Java — Madura — Sumatra Rasse, eine Kombinationszüchtung zweier Rinderarten, des Balirindes und des Vorderindischen Zebus, Zeit. f. Tierzucht und Zucht, B. VIII, H. 1, 1927.
51. Schumann H., Gajal und Caur und ihre gegenseitigen Beziehungen, Kühn-Archiv, B. 3, H. 1, 1913.
52. Staffe A., Über die Brachycephalie des Bergrindes von spanisch Galicien, Zeit. f. Tierzucht, B. V, H. 3, 1926.
53. Staffe A., Über Rasse und Herkunft der Holländischen Rinder unter besonderer Berücksichtigung des rotbunten Maas-Rhein-Injsselvehs, Arb. d. Lehrkanzel f. Tierzucht a. d. Hochschule für Bodenkultur in Wien, B. III, 1925.
54. Stegmann von Pritzwald, Die Rassengeschichte der Wirtschaftstiere, 1924.
55. Szalay A. B., Polyphyletische Rinderabstammung, Zeit. f. Zucht. B. XIX, H. 2, 1930.
56. Талько-Гринцевич Ю., Суджинское доисторическое кладбище в Ильмовой пади, Тр. Троицко-савско-кяхтинск. отд. Приамурск. отд. ИРГ о-ва, т. 1, вып. 2, 1898.
57. Tuhner-Haimendorf Ch., Zur Frage der Herkunft der Büffelhaltung auf den Philippinen, Biologia Generalis, B. VIII, Zief. 1, 1932.
58. Шубская Е. И. и Салтыкова Ф. И., Якутский рогатый скот, Тр. Сов. по изуч. произв. сил, Серия якутская, в. 2, 1931.
59. Wagner W., Die chinesische Landwirtschaft, 1926.
60. Werner H., Rinderzucht, 1892.
61. Woolley C. L., Vor 5000 Jahren Ausgrabungen von Ur, 1931.

## N. N. KOLESNIK. THE ORIGIN AND THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF CATTLE

### SUMMARY

The first appearance of the subfamily *Bovinae* dates from the middle of the tertiary period.

The most ancient ancestors of the subfamily *Bovinae* belong to the group of antelopes. The transition forms between antelopes and cattle are the following: the genus *Leptobos* (remains of their bones were found in excavations in India and Italy) and the Celebes buffalo, *Bubalus depressicornis*.

The subfamily *Bovinae* falls into 5 separate groups: buffaloes (*Bubalus*), Indian bulls (*Bibos*), Bisons (*Bison*), Yaks (*Poephagus*) and the common



cattle (*Bos s. str.*). We are inclined to consider all these groups as separate genera.

At present all species of the subfamily *Bovinae*, except the Bison, are found in wild as well as in domestic state.

The main region of the geographical distribution of the most ancient and of modern forms of wild bulls of the subfamily *Bovinae* is the southern part of Asia or, to be more exact, India with its adjoining islands. It is quite probable that in these regions the first mutations appeared which gave origin to the primeval ancestors of modern genera of the subfamily *Bovinae*. Later on, these spread into the other parts of Eurasia and Africa.

The appearance of the genus *Bos* dates from the end of the tertiary period (Pliocene). The region of the habitation of the wild bulls of this group, according to the historical data and the archaeological excavations, covered a very vast area: from Great Britain to Egypt, India, China, Middle Siberia and Lake Ladoga. We have not yet any opinion universally accepted in literature about the kind of polymorphism of these bulls. One of the most widely accepted views is that there existed only two species of quaternary bulls: 1) diluvial aurochs — *B. trochoceros* Meyer, and 2) alluvial aurochs — *Bos primigenius* Boj. The difference between these two species is mainly that they lived at different periods and that the size of the former was considerably larger than that of the latter.

According to Adametz there was in the quaternary period, besides the above-mentioned species, one more representative of the small aurochs — *Bos brachyceros* Ad. Its fossil skulls were discovered in the diluvium and alluvium. Only *Bos primigenius* Boj. and *Bos brachyceros* Ad. could be the immediate ancestors of the domestic cattle, according to the historical and palaeozoological data.

The study of the modern breeds of cattle and their geographical distribution shows that, together with those species of wild ancestors of domestic cattle which were determined palaeozoologically, it is necessary to acknowledge the existence of 2 more species: *Bos indicus* and *Bos turano-mongolicus*. The first is the forefather of the Asiatic humped bull — zebu, the second one, of the different breeds of Central and Middle Asia (Kalmuck, Mongol, Yakut, Kirghiz cattle and so on).

The area of distribution of the domestic cattle is considerably larger than that of their ancestors. The different breeds of domestic cattle are at present found almost everywhere in the world. The difference between the domestic cattle and the wild bulls consists in the variability of the former on a large scale and well-developed ecological plasticity. In its domestic state, it has acquired a number of mutations (high productivity, hornlessness, brachycephaly, shortleggedness, earliness), which, due to artificial selection, laid a basis for the creation of the existing different breeds of cattle.

The domestication of cattle probably took place in different regions, but not everywhere at the same time and with equal intensity. One of the most ancient sources (or, to be more exact, regions) of domestication is South Asia, mainly Assyro-Babylonia and the north-eastern part of India. According to historical data, the most ancient civilizations developed in these regions, and in these regions there are indications of an extremely ancient existence of domestic cattle. And in these regions, earlier than in other places, we see the disappearance of wild bulls, which is probably connected with an early development of domestic cattle-breeding, which gradually eliminated the wild ancestors.

In the southern part of Europe, or, exactly, in the regions of the eastern Mediterranean, the process of the domestication of cattle took place also in ancient times. In spite of the fact that the information about the existence of domestic cattle in Europe dates back approximately to the same time as in southern Asia, we think that domestic cattle-breeding developed there considerably later, due to the fact that the wild bulls were preserved here till later periods. In Asia Minor they were to be found at the time of the Hittites, in Greece, at the time of Herodotes, and in Italy, up to the golden age of the Roman Empire.

In the central and in the northern parts of Asia, as well as in the Middle Europe, the domestication of cattle probably took place independently, but at a considerably later period than in the South.

Institute of Genetics  
Academy of Sciences of the USSR.  
Moscow.

---

Б. Ф. РУМЯНЦЕВ

### О ПРОИСХОЖДЕНИИ ДОМАШНЕЙ ЛОШАДИ<sup>1</sup>

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Изучение аборигенных рас Союза и сопредельных стран заставляет внести коррективы в существующие классификации конских типов и по-иному решать вопрос об их происхождении. В этом вопросе представляют большой интерес и ныне живущие дикие представители семейства *Equidae*. Лошадь Пржевальского, имея много сходных признаков с куланом и вместе с тем существенные отличия от домашней лошади, является крайним звеном в подроде *Equus* s. str.; ее участие в происхождении домашней лошади должно быть подвергнуто сомнению.

Монгольская лошадь, вместе с северными лошадьми Европы и Азии, может быть объединена в один общий северный тип, связанный своим происхождением с тарпаном. Южный тип в отличие от северного имеет иное происхождение. На границе соприкосновения двух типов образуется широкая полоса переходных форм, представителем которых является киргизская раса. По ряду признаков может быть особо выделен западный тип. Недостаток материала не позволяет решить вопрос о его происхождении.

Генетические отношения между различными дикими представителями семейства *Equidae* и домашней лошадью определяют пути практической работы по созданию новых пород путем гибридизации.

Современное культурное коневодство развивается в нескольких направлениях, специализированных для наиболее полного удовлетворения запросов, предъявляемых практикой. Так определилось верховое и упряжное коневодство; последнее включает тяжелое шаговое и легкое рысистое. Каждая отрасль коневодства использует различный по породному составу материал, границы изменчивости которого весьма широки. Экстерьер лошади является одним из наиболее важных признаков ее производительности; идя по пути его изменения, зоотехническая практика выработала резко отличные типы, каковыми являются тяжелые шаговые упряжные или легкие быстроаллюрные верховые породы. Развиваясь в условиях культурного хозяйства, с применением

\* Доложено в Комиссии по происхождению, эволюции и породообразованию домашних животных при Академии Наук СССР.



усовершенствованных методов племенной работы, отдельные представители этих типов широко распространяются в различных странах и используются для удовлетворения разносторонних запросов сельского хозяйства и промышленности.

Высококачественные по производительности породы создавались длительной работой человека в области искусственного отбора: но зоотехническая практика не располагала в прошлом достаточным знанием, которое лишь теперь, после завоеваний генетики за последние десятилетия, начинает внедряться в животноводство. В связи с этим приобретает особую актуальность широкое теоретическое освещение вопросов о многообразии существующих конских типов, об их эволюции и генетических связях, с учетом и тех близких к ним видов, которые не вошли в историю культуры человека, не будучи им одомашнены. Нами должны быть использованы все факты, позволяющие проникнуть в глубь истории и восстановить тот процесс, который, начиная от генетически различного исходного материала, привел к многообразию пород домашней лошади. Данные палеонтологии и археологии дают представления о вымерших видах дикой лошади и о начальных стадиях ее одомашнения. Изучение современных аборигенных рас представляет материал для географического и исторического подхода в естественной группировке конских типов.

Аборигенные расы, из которых многие развивались в условиях примитивного скотоводства и не успели подвергнуться значительному влиянию человека, представляют особый интерес в истории образования культурных пород. Изучая их географическое распространение, удастся установить очаги, где концентрируются различные типы, там возникшие и давшие исходный материал для выведения новых высокопродуктивных пород, обычно уже не связанных с первичными очагами своих примитивных предков.

Во всей этой работе исключительная роль выпадает на долю советских исследователей. Территория Союза и сопредельных стран — Монголии, Индии, Афганистана, Персии — включает в себя главнейшие очаги одомашнения животных, в том числе и лошади. На территории Союза были найдены последние остатки тарпана; непосредственно к нашим границам примыкает область распространения единственной дикой лошади — лошади Пржевальского, а в Туркмению и Монголию заходит область распространения кулана. На нашей территории продолжается разведение примитивных конских рас, мало подвергнувшихся изменению под влиянием человека и его зоотехнической практики, и таких древних культурных пород, как лошади Туркменистана. Весь этот громадный материал, частично уже изученный коллективом советских работников, может в значительной мере приблизить нас к разрешению вопроса эволюции лошади и дать практический результат в работе над качественным преобразованием существующих конских пород.

В своей работе мы сжато даем самый общий очерк эволюции основных конских типов. В современные классификации лошади нам пришлось внести ряд коррективов, которые возникли в результате обработки обширного материала, собранного за последние годы в Среднеазиатских республиках, Карелии и Монголии экспедициями Института генетики Академии Наук СССР.

### Обзор современных видов семейства *Equidae*

Для вопроса об эволюции домашней лошади ныне живущие виды семейства *Equidae* представляют, несомненно, большой интерес. Их географическое распространение, изменчивость и генетические связи могут пролить свет на эволюцию и расообразование в настоящее время почти вымершей дикой лошади. Кроме того, далеко еще не все существующие виды диких животных исчерпаны человеком и в творческой работе создания новых пород они могут дать новый ценный материал. Они требуют своего углубленного изучения путем специальных исследований. Здесь мною дается лишь сжатый перечень этих видов с указанием характеризующих их признаков и ареалов распространения. Это облегчит нам понимание ряда фактов по происхождению домашней лошади, изложенных в следующих главах, и даст материал для построения последней главы, где нам придется коснуться вопроса создания новых пород с использованием фонда диких животных.

Систематическое подразделение ныне живущих представителей семейства *Equidae* может быть принято как предварительная схема. Дальнейшие исследования в этом направлении должны уточнить вопросы о видовом и расовом составе входящих сюда систематических групп, а также дать более обширный материал для правильного представления о генетических связях между ними.

Ниже изложенное описание видов произведено согласно Lydekker и Hiltzheimer (16), причем нами принимается принадлежность всех современных представителей семейства к одному роду *Equus* с разделением его на три группы, или подрода.

1. Лошади (подрод *Equus* s. str.). Уши короткие, каштаны чаще на четырех ногах, хвост на всем протяжении покрыт длинным грубым волосом. Полосы на боках отсутствуют (иногда они имеются на голове, плечах, ногах и у корня хвоста). В домашнем состоянии спадающая грива.

До наших дней сохранился лишь один представитель этого подрода — *Equus przewalskii* Pol. Область распространения лошади Пржевальского очень мала. Она обитает в Азии, в Джунгарских степях на участке между 46 и 48° с. ш. и 84 и 91° в. д.

Лошадь Пржевальского небольшого роста (124—135 см), коротконога, имеет крупную голову, сидящую на массивной шее. Грива короткая, стоячая. Чолка почти отсутствует. Масть саврасая, варьирующая между свет-



Фиг. 1. *Equus przewalskii*



Фиг. 2. *Equus asinus africanus* Fitz.



Фиг. 3. *Equus asinus somaliensis* Noack





Фиг. 4. *Equus hemionus* Pall,



Фиг. 5. *Equus kiang* Moorin



Фиг. 6. *Equus onager* Pall.



Фиг. 7. *Equus zebra* Z.



Фиг. 8. *Equus grevi* Oust.



Фиг. 9. *Equus quagga* Gm.

Фиг. 10. *Equus quogga granti* Winton

лопесчанным и желто-коричневым оттенком. По шее и спине проходит черный ремень, который продолжается и дальше на верхней части хвоста. Остальные волосы хвоста имеют характерную для диких животных окраску агути. Ноги внизу темные. Вокруг ноздрей светлый ореол.

На узко ограниченном районе распространения удается различить три или, по крайней мере, две разновидности лошади Пржевальского, отличающиеся грубостью костяка и оттенками масти.

Другие виды дикой лошади в настоящее время исчезли, о них мы можем судить лишь по палеонтологическим и археологическим памятникам. Только один из них — тарпан (*Equus Gmelini* Ant.) сохранился до конца прошлого столетия. Последние остатки тарпана были найдены в юго-восточных степях России (1886 г.) и несколько ранее (в конце XVIII в.) на территории современной Литвы и Польши.

Ареал распространения дикой лошади был очень широк, он охватывал большую часть территории Европы, Азии и огчасти Африки. Точно определить его, однако, не представляется возможным, поскольку остеологические отличия в пределах всего рода *Equus* не поддаются строгому разграничению.

2. Ослы (полрод *Asinus*). 1) Африканские ослы. Уши длинные. Хвост с кистью. Окраска серая.

Имеется два вида африканских ослов — сомалийский осел (*Equus asinus somaliensis* Noack) и нубийский осел (*Equus asinus africanus* Fitz). Первый — выше ростом (рост 140 см) с зеброидной полосатостью на ногах. Обитает в Сомали в области, примыкающей к Аденому заливу. Второй — меньших размеров (рост 113—118 см), без зеброидной полосатости ног, но с резко выраженной плечевой полосой. Область распространения лежит между верхним течением Нила и Красным морем. 2) Азиатские полуослы. Уши умеренной длины.



Длинным волосом покрыта лишь нижняя половина хвоста. Окраска желтая. Сюда относятся: кулан (*Equus hemionus* Pall.), кианг (*Equus kiang* Moog.), онагр (*Equus onager* Pall.). Распространены от северо-западных берегов Аравии до восточной Монголии.

По строению хвоста, длине ушей, черепу и общему типу телосложения вся эта группа, и в особенности кулан, стоит значительно ближе к лошади, чем африканские ослы.

3. Зебры (*Hippotigris*). В большей или меньшей степени полосаты, хвост с кистью. В остальном сильно изменчивы, приближаясь к лошадям или ослам.

Различают крупноголовую, длинноухую группу ослиных зебр: горная зебра (*Equus zebra* L.), греви-зебра (*Equus grevi* Oust.) и группу лошадиных зебр-квагга (*Equus quagga* Gm.), с легкой головой и ушами меньших размеров.

Греви-зебра занимает наиболее северный участок ареала распространения зебр — южную Абиссинию и прилегающие области. Здесь граница распространения зебр непосредственно прилегает к таковой же границе ослов. Этот вид наиболее примитивен по сравнению с другими. Замечательно, что жеребенок зебры имеет гриву по всей спине до корня хвоста. Полосатость выражена резко, полосы узкие и сохраняют свое поперечное направление на большей, чем у других видов, площади крупа. Этот вид полосатости является, очевидно, наиболее примитивным типом рисунка.

Горная зебра обитает в нагорьях Капской Земли, т. е., в отличие от предыдущего вида, занимает наиболее южный район ареала распространения зебр. Это самая мелкая из всех зебр (рост 125 см). Полосы развиты на всем теле, но шире, чем у предыдущего вида. Поперечное направление полос на крупе вытесняется горизонтально идущими полосами ног. В южной Анголе имеется особая раса этой зебры — *Equus zebra hartmannae* Mtsch.

Квагга занимает наибольшую область распространения. Она обитает к востоку от р. Конго, заходя на север до оз. Виктория и на юг до Капской Земли. По своей легкой голове и коротким ушам квагга, в отличие от предыдущих видов, напоминает более лошадь, чем осла. Полосы широкие; поперечная полосатость крупа в значительной мере вытеснена распространившейся на круп горизонтальной полосатостью ног. У некоторых рас полосатость сильно редуцирована, сохраняясь лишь на голове, шее и плечах.

В районе своего распространения квагга образует большое количество локальных рас, отличающихся, главным образом, степенью проявления полосатости и другими особенностями окраски. Так, различают *E. quagga burchelli* Gray, *antyquorum* H. Sin., *wahlbergi*, *chapmani* Lay., *boehmi* Mtsch., *granti* Winton и др.

Таким образом, от гревизебры через горную зебру к квагге и в особенности ее разновидности — бурчеллиевой зебре — мы имеем ряд переходных форм, ведущий от примитивной полосатости ослиных зебр до измененной, а у некоторых рас частично редуцированной полосатости квагги.

Впервые род *Equus* появляется в плиоцене, где остатки его найдены в раскопках северной части Индостана. Точнее указать его распространение в это время мы не можем, но нам известно, что в плейстоцене он имел широкое распространение по всей земле, за исключением Австралии. В аллювии распространение рода ограничивается старым светом, где фактически и происходит его формирование на отдельные виды с их переходными формами, некоторые представители которых сохранились до наших дней.

Вышеизложенный обзор наглядно иллюстрирует размах изменчивости в пределах рода, отдельные виды которого дают ряды переходных форм. В пределах вида характерна большая пластичность, часто даже в узкоограниченной области распространения образуется целый набор локальных рас.

### Домашняя лошадь и ее деления на типы

В вопросе о происхождении домашней лошади особенный интерес представляет подвид *Equus s. str.*; именно здесь следует искать исходный материал, послуживший для образования ее современных пород.

При обзоре взглядов на систематическое подразделение лошади и на происхождение ее типов от диких предков можно видеть, что общего мнения в этом вопросе не достигнуто.

Старое, предложенное Франком (14) деление лошадей на две группы — западную и восточную, позднее обозначенное Нерингом (17) как тип *robustus* и тип *parvus*, оказалось далеко недостаточным и по существу не вполне правильно отражающим существующие расовые различия. Наибольшее распространение в настоящее время получила классификация Юарта (13): она правильнее отражает зональное распределение типов лошади, чем франковское деление на западную и восточную группы. Свою классификацию Юарт построил на различиях в строении черепа, причем им было выделено три типа.

1. Степной тип: длинный узкий череп с выпуклым профилем и отогнутой лицевой частью. Пример: *E. equiferus* Pallas.

2. Лесной тип: короткий, широкий череп с короткой лицевой частью и вогнутым профилем. Лицевой и мозговой отделы лежат приблизительно в одной плоскости. Глазные орбиты округлены. Пример: *E. robustus*.





3. Пустынный тип: Узкий череп с широкой мозговой и узкой лицевой частью, слабо вогнутым профилем. Лицевой профиль загнут менее, чем у степного типа. Глазные орбиты удлинены.

. Пример: кельтские пони (*E. agilis*).

Австрийская группа исследователей выдвигает более дробные деления лошадей. Антониус (11) устанавливает 4, а Гильцгеймер (16)— 5 групп, из которых каждая ведет начало от своего исходного дикого предка. В вопросе о происхождении пустынного типа (по классификации Юарта) особого взгляда придерживается Ридживей, принимая участие зебр в его образовании.

Приходится признать, что для окончательного решения вопроса об эволюции домашней лошади и ее классификации мы еще не располагаем всем необходимым материалом, и в этом направлении еще предстоит большая исследовательская работа.

В нижеизложенном материале мы стараемся привести новые факты, которые смогут дать некоторое освещение по ряду относящихся к этой проблеме вопросов.

#### Об участии лошади Пржевальского в происхождении домашней лошади

Описанная в 1881 г. Поляковым лошадь Пржевальского оказалась единственным из ныне существующих видов, который мог находиться в числе непосредственных предков домашней лошади. В эволюции последней роль лошади Пржевальского различными авторами рассматривалась по-разному, но большинство склонно рассматривать ее как исходную дикую форму, давшую начало домашней лошади монгольской группы. Юарт принимает лошадь Пржевальского за характерную форму степного типа, к которому относятся монгольская, киргизская, калмыцкая и черноморская лошади и к которой принадлежат также тяжелые лошади Западной Европы. Антониус выводит домашнюю лошадь Монголии непосредственно от лошади Пржевальского; такого же мнения придерживается Штегман (18). За последние годы этот взгляд прочно укоренился в литературе и успел войти в учебники. Во вновь переработанном издании 1933 г. „Коневодство“ Кулешова (3), определенно указывается, что монгольская лошадь произошла от дикой лошади Пржевальского. Этот взгляд, естественно, вытекает из географического распространения дикой и домашней лошади; ему не противоречит также сходство в признаках телосложения, которое улавливается при сравнении этих двух групп. Нужно, однако, заметить, что каких-либо точных данных, характеризующих монгольскую лошадь, у нас до последнего времени не было. Если не считать небольшую работу Холевинского (10), имеющиеся в литературе описания обычно основывались не на оригинальной монгольской лошади, а на лошадях

близких к монгольской расе [Малигонов (5), Вагнер (19)]. Богатый материал по монгольской лошади был получен впервые Монгольской экспедицией Академии Наук СССР. Этот материал, обработанный мною, лег в основу специальной статьи (8). При изложении этой главы, а также следующей мне придется значительно использовать то, что послужило материалом вышеуказанной работы.

В таб. 2 (стр. 137) приведены некоторые индексы телосложения монгольской лошади и лошади Пржевальского. Сравнение этих индексов показывает большое сходство между ними. И тут и там имеем тип, характеризующийся грубым костяком, короткими ногами, массивной головой и короткой шеей. Туловище по широтным промерам развито довольно слабо. Эти особенности выражены как у кобыл, так и у жеребцов.

Сходство в конституциональном типе все же не является достаточно надежным признаком для построения выводов о генетической близости различных групп лошади. На примере диких видов мы видели, как велика пластичность в роде *Equus*, где географические условия ведут к образованию многочисленных локальных рас. Чрезвычайно пластичными оказываются признаки телосложения, которые меняются не только с переходом от одного вида к другому, но также в пределах одного вида. Переднеазиатские куланы имеют более легкий костяк, чем монгольские куланы, а последние, обитаая в одинаковых условиях с лошастью Пржевальского, значительно ближе к ней по типу телосложения. Кроме того, тот тип сложения, который мы имеем у лошади Пржевальского, был, очевидно, свойственен всей группе лесных и степных лошадей, о чем свидетельствуют данные, которые мы имеем о тарпане, и многочисленные пещерные изображения европейской лошади, дошедшие до нас со времени палеолита. Все эти изображения весьма сильно напоминают лошадь Пржевальского, поскольку речь идет о сравнении общего конституционального типа. Монгольская лошадь, как представитель наиболее примитивной аборигенной расы, в большей степени, чем другие, сохранила этот примитивный тип. Для нас важнее провести сравнение по признакам, которые меньше всего поддаются изменению под влиянием различных условий.

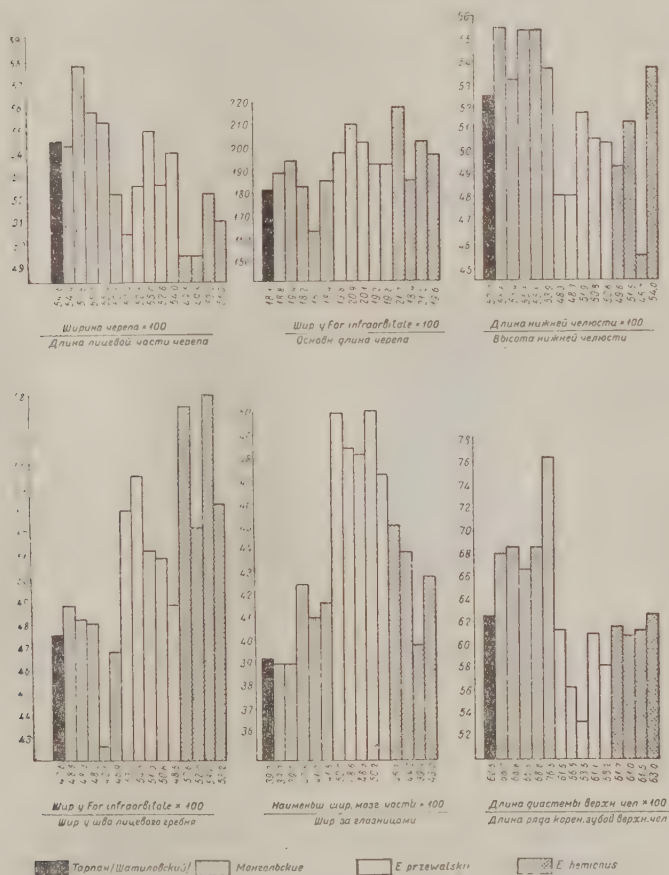
Эволюция в состоянии одомашнения, столь резко отразившаяся на большинстве признаков лошади, менее всего захватила признаки черепа. Антониус, который специально занимался этим вопросом, приходит к заключению, что лошадь является единственным животным, если не считать, может быть, верблюда, где доместикационные изменения черепа наблюдать не удастся. Действительно, отнесение ископаемых черепов к дикой или домашней лошади приходится обычно делать на основании косвенных данных.

К недостаткам краниологического материала нужно отнести его

большую изменчивость в пределах различных, даже узко обособленных групп.

Однако попытаемся привлечь этот материал для решения вопроса о взаимоотношениях между домашней и дикой лошадей Монголии.

Некоторое представление о конфигурации черепа дают промеры длины головы и ширины лба, которые использованы нами для вычисления индексов при составлении диаграмм, приведенных на фиг. 16 и



Фиг. 12. Сравнение монгольской лошади, лошади Пржевальского, тарпана и кулана по индексам черепа

17 в нашей работе о лошадях Монголии (8). Эти индексы резко выделяются из числа других, показывая существенные отличия между лошадью Пржевальского и монгольской лошадью.

По ширине лба монгольская лошадь должна быть отнесена к широкоголовому типу; этот признак выражен у нее даже резче, чем у



арабской лошади, и объединяет ее в одну группу с киргизской. Для лошади Пржевальского, наоборот, характерна вытянутая форма головы, в связи с чем ширина лба в процентах от длины головы уменьшается.

Лучшее и более точное представление о строении головы дают индексы, вычисленные по промерам на черепах. В нашем распоряжении имелось пять черепов монгольской лошади (мерина с бойни в Улан-Баторе). Индексы этих черепов даны на фиг. 12, где указаны те же данные и для черепов *E. przewalskii* и тарпана („Шатиловского“), полученные нами по материалам Зоологического института Академии Наук.

Индексы, приведенные на фиг. 12 говорят о чрезвычайно резком различии в конфигурации черепов лошади Пржевальского и монгольской и о весьма большом сходстве последней с тарпаном, о том же свидетельствуют фотографии рассматриваемых групп лошадей, представленные на фиг. 13—16.



Фиг. 13.  
Монгольская  
лошадь



Фиг. 14.  
*Equus przewal-*  
*skii* Pal.



Фиг. 15.  
*Equus hemio-*  
*nus* Pall.



Фиг. 16.  
Тарпан

В работе о монгольской лошади нам удалось достаточно убедительно показать, что эти отличия не могут быть объяснены гибридизацией с соседней киргизской лошадью, а также не возникли путем domestikации.

Действительно, подобные domestikационные изменения скорее всего следовало бы искать у какой-либо из культурных пород, но никак не у монгольской лошади, условия существования которой немногим отличаются от ее дикого соседа. Черты строения черепа, которые мы наблюдаем у монгольской лошади, не являются специфическими для домашней лошади. Так, например, вымершая *E. germa-*

*nicus* имеет также, в отличие от лошади Пржевальского, короткую жевательную поверхность. Тарпан и четвертичные лошади Западной Европы (например, череп, найденный в Шуссенрид, Вюртемберг) отличаются своей широколобостью, а *E. mosbachensis* имеет изогнутые ряды коренных зубов.

Можно отметить большое количество особенностей, по которым монгольская лошадь резко отличается от лошади Пржевальского. Так, например, для монгольской лошади характерна пышная оброслость гривы, хвоста и ног, в то время как лошадь Пржевальского имеет хвост, напоминающий по своему строению хвост полуосла, а ноги у нее лишены густых щеток.

Против соображения об изменении этих особенностей в домашнем состоянии говорит то обстоятельство, что лошади Передней Азии и родственные им расы южного Туркестана имеют весьма слабую оброслость. Среди этих лошадей встречаются особи с так называемыми „крысиными хвостами“, лишенными у корня длинных волос. Этот признак унаследован ими, несомненно, от одного из их диких предков — иранской горной лошади — и сохранился в домашнем состоянии, несмотря на большую древность культуры этих лошадей. Дикие лошади Западной Европы по строению хвоста мало отличались от современных лошадей. Пещерные изображения Испании (палеолит) дают представление о дикой лошади с пышной оброслостью гривы и хвоста и крупными щетками на ногах. Такими же остались предполагаемые потомки этих лошадей — ныне высококультурные тяжелые породы Западной Европы. Таким образом, нет оснований для допущения возможности изменения этого признака у столь примитивной расы, как монгольская лошадь.

Существенным основанием для разграничения лошади Пржевальского и монгольской лошади является отсутствие каштанов на задних ногах, которое наблюдается в довольно большом проценте в популяции лошадей Монголии: то же имеется у киргизской лошади. У лошади Пржевальского каштаны имеются на всех четырех ногах, в то время как у тарпана они на задних ногах отсутствовали.

Все вышеизложенное говорит за то, что лошадь Пржевальского представляет особый тип, имеющий с домашней лошадью Монголии весьма мало общего. Последняя по традиции считается потомком этого единственного ныне живущего дикого вида; открытие последнего должно было хотя бы частично помочь разрешению проблемы эволюции конских рас, и он был охотно использован для этой цели.

Ниже нам придется вернуться к монгольской лошади, к происхождению которой лошадь Пржевальского не имеет отношения. Этим самым подвергается сомнению ее участие вообще в происхождении домашних пород. Последнее, по нашему мнению, решается отрицательно. К этому приводит детальный разбор признаков лошади Прже-

вальского, позволяющий отнести ей вполне определенное место в системе видов рода *Equus*.

В степи Джунгарии, где сохранился островок, занятый лошадьёу Пржевальского, заходит ареал распространения одного из азиатских полуослов — кулана. Последний, как указывалось выше, по многим признакам напоминает лошадь, а по массивной голове, короткой шее и общему телосложению он очень близок к лошади Пржевальского.

Проследим это сходство по ряду признаков. Используя краниологический материал, мы включили на фиг. 12 индексы нескольких черепов кулана. При рассмотрении таблицы бросается в глаза чрезвычайно большое сходство в строении черепа кулана и лошади Пржевальского. Последняя, отличаясь от тарпана, монгольской лошади и других, приведенных в таблице, по всем индексам приближается к кулану. У обоих находим длинный череп с широкой лицевой частью и плоскими орбитами; мозговой череп слабо вздут, в связи с чем его передняя ширина довольно велика. Нижняя челюсть отличается большой длиной.

Черты сходства между лошадьёу Пржевальского и куланом мы можем найти, сравнивая их и по другим признакам. Большой материал по этому вопросу имеется в работе Заленского (2).

Нижеследующие примеры достаточно наглядно подтверждают нашу мысль.

1. Коренные зубы верхней и нижней челюсти лошади Пржевальского крупнее, чем у других лошадей, и сходны с таковыми у полуослов.
2. Лошадь Пржевальского имеет 5 поясничных позвонков: это число характерно для ослиного скелета, но изредка встречается и у лошади.
3. Первый поясничный позвонок представляет среднюю форму между позвонком домашней лошади и осла. Передний суставной отросток его оканчивается заостренным концом, он носит в этом отношении характер ослиного первого позвонка. Остистый отросток ограничивается ровной покатой кзади линией, не выдающейся в форме бугра, как у осла.
4. Хвост представляет среднюю форму между хвостами лошади и полуосла.
5. Копыта сильно изменчивы, но у отдельных особей по форме напоминают копыта кулана и кианга. Отношение ширины копыта к длине его равно у куланов 100:140, у киангов 100:149, у лошади Пржевальского 100:142; однако, у некоторых особей это отношение достигает 100:144, т. е. выше, чем среднее отношение у кулана.
6. Плечевая полоса у лошади Пржевальского имеется и проходит



как раз в том месте, где она бывает у африканских ослов. У последних она темнее и резче выражена.

7. Холка у лошади Пржевальского развита почти так же слабо, как у куланов и киангов.
8. Крупная голова и пропорции тела у лошади Пржевальского и у полуослов очень сходны между собой.
9. Хорошим признаком, отличающим лошадей от ослов, является форма 1-й фаланги. Отношение ширины к длине 1-й передней фаланги по данным В. Громовой (15) таковы: у лошадей от 40.7 до 45.7, у ослов и полуослов от 30.6 до 32.1. У лошади Пржевальского, по данным В. Громовой, это отношение равно 37.1. Таким образом, лошадь Пржевальского по этому признаку выходит из ряда изменчивости лошадей, приближаясь к ослам и полуослам.

Все это показывает, что среди лошадей лошадь Пржевальского занимает крайнее положение, которое связывает лошадей с группой полуослов в ряду изменчивости рода *Equus*. Этот ряд, таким образом, может быть проведен от африканских ослов через онагра и далее кулана и лошади Пржевальского к домашней лошади.

Лошадь Пржевальского, отделившись в процессе эволюции от полуослов, не успела приобрести типичные признаки лошадей, как, например, вымершие четвертичные лошади Европы, и сохранилась как реликт, открывая нам один из тех путей, по которым могла идти эволюция лошади.

Такое положение лошади Пржевальского в систематике делает ее исключительно ценной в творческой работе создания новых пород. Это положение открывает нам новые возможности в ее практическом использовании. Наряду с куланом она может служить для гибридизации при получении плодовых гибридов между ослом и лошадью. В последней главе мы остановимся подробнее на этом вопросе.

### Северный тип.

Касаясь монгольской лошади, большинство авторов связывало ее происхождение с лошадью Пржевальского, поэтому явилась необходимость выделения особого монгольского типа, в отличие от других типов, имеющих иное происхождение. На основании вышеизложенного вопрос о самостоятельности монгольского типа требует пересмотра. В связи с этим представляет интерес сравнение монгольской лошади с соседними географическими расами, в особенности с группой низкорослых лошадей Северной Европы. Эта большая группа характеризуется рядом общих признаков входящих в нее рас<sup>1</sup>; все они низкого роста, имеют грубый костяк, крупную голову на короткой шее, туло-

<sup>1</sup> Сходство клеппера с жмудкой было констатировано Урусовым (9), а с вяткой—Придорогиным (7).

вище их вытянуто более в длину, чем в высоту. Сильно выражена оброслость гривы и хвоста, часто наблюдается пышная оброслость ног.

Эти особенности характерны также для монгольской лошади.

В литературе очень мало материалов, позволяющих провести более точное сравнение между северной европейской лошастью и монгольской; к тому же немногочисленные измерения разных авторов выполнялись на основе различной методики. Воспользуемся, однако, тем немногим, что имеется в нашем распоряжении, и попытаемся провести это сравнение, хотя бы на небольшом числе признаков.

Придорогин (7) в своей работе о вятской лошади приводит для нее измерения на черепах, которые оказываются весьма сходными с такими же измерениями у клеппера. Получив в свое распоряжение с бойни в Улан-Баторе 4 черепа монгольской лошади, мы взяли на них те же промеры, какие приводятся Придорогиным для вятки, шведки, жмудки и клеппера. Результаты наших измерений, а также измерений Придорогина для вышеуказанных пород представлены в табл. 1, где они даны не в виде абсолютных промеров, а в отношении к основной длине черепа. Из цифр, приведенных в таблице, видно, что черепа монгольской лошади очень близки к черепам клеппера и шведки и вовсе не отличаются от вятки.

Таблица 1.

Промеры черепа лошадей северной группы (по Придорогину) и монгольских в процентах основной длины черепа

№ п/п	Породы		Промеры черепа									Ширина в таншах
			Ширина черепа	Длина затылочной части головы	Длина лицевой части головы	Длина верхнего ряда коренных зубов	Длина нижнего ряда коренных зубов	Ширина морды	Длина нижней челюсти	Высота нижней челюсти	Высота черепа	
1	Клеппер,	мерин	29	54	60	32	33	14	89	46	58	21
2	"	жеребец	32	50	63	33	33	14	89	47	63	16
3	"	"	30	51	61	30	32	13	89	46	59	16
4	Шведка	"	28	46	65	34	34	14	88	49	63	15
5	"	"	29	48	63	32	32	14	88	49	63	18
6	Вятка	"	30	48	64	32	34	14	88	48	63	18
7	"	мерин	32	50	64	33	33	14	89	49	66	19
8	"	"	32	50	65	32	34	13	90	50	64	18
9	"	кобыла	32	50	64	33	34	13	88	51	63	19
10	Монгольский мерин		31.2	49.6	65.3	32.6	33.1	13.2	90.8	47.7	61.7	20.0
11	"	"	30.6	51.1	64.6	32.8	34.2	13.5	90.0	47.3	59.5	20.4
12	"	"	30.6	50.0	65.0	34.6	34.6	13.6	90.5	49.0	63.0	17.9
13	"	"	34.6	50.8	64.1	34.7	32.2	13.9	88.5	48.5	61.4	18.9

Попробуем произвести такое же сравнение по индексам телосложения. Для характеристики северной европейской группы воспользуемся материалами по измерению карельской лошади<sup>1</sup>, а так же промерами, приведенными для вятки Придорогиным (7), а для клеппера Урусовым (9), методика которых не отличается от принятой нами. Для характеристики монгольской группы мы помимо оригинальной монгольской лошади взяли забайкальскую по измерениям Лапшакова (4) и близкую к монгольской лошадь северо-восточного Казахстана (б. Семипалатинской губ.) по измерениям Добржанского и Войтяцкого (1).

Главнейшие индексы телосложения этих лошадей представлены в табл. 2, в которую включены те же индексы для представителей южного и западного типов (арабской лошади и бельгийского тяжеловоза).

Эта таблица дает наглядное представление об общности типа телосложения у всех сравниваемых лошадей, в отличие от типов араба

Таблица 2

Сравнение лошадей северно-европейской группы с монгольскими и другими по индексам телосложения (кобылы)

№ п/п	И н д е к с ы	Карельская	Клеппер	Вятка	Семипалатинская	Забайкальская	Монгольская	Арабская	Бельгийская	Лошадь Пржевальского
1	Длина туловища: высота в холке . . . . .	103.8	103.0	104.0	104.5	103.4	106.0	97.4	105.5	108.0
2	Длина шеи: длина туловища . . . . .	46.5	—	42.5	46.0	—	43.8	64.6	41.0	40.5
3	Длина головы: высота в холке . . . . .	41.3	42.0	43.8	38.2	41.2	41.2	38.8	42.5	42.8
4	Глубина груди: высота в холке . . . . .	47.1	46.8	—	47.9	46.0	48.3	47.7	50.1	48.5
5	Обхват груди: высота в холке . . . . .	115.0	116.0	—	119.0	119.0	121.5	115.0	128.0	113.0
6	Обхват пясти: высота в холке . . . . .	12.7	—	13.6	12.8	13.8	13.2	12.5	15.5	12.5
7	Ширина груди: высота в холке . . . . .	24.2	—	—	24.5	26.0	26.5	26.4	33.0	24.2
8	Ширина лба: длина головы . . . . .	38.2	—	—	41.5	39.6	40.5	39.3	36.8	37.8

<sup>1</sup> Материалы по карельской лошади собраны сотрудником Института генетики Академии Наук СССР Б. П. Войтяцким в 1934 г.

и бельгийца. По незначительности высотных промеров, короткой шее и крупной голове все эти лошади приближаются к представителю западного тяжелого типа, по конфигурации головы и ширине груди они примыкают к типу южной лошади, остальные индексы занимают промежуточное положение.

Как видим, по комплексу существенных признаков — по телосложению, строению черепа, оброслости — северные низкорослые лошади Европы и Азии, включая также монгольскую лошадь, мало отличаются между собой. Все они характеризуются примитивным типом телосложения, который можно наблюдать на диких лошадях по пещерным рисункам и который свойственен и современной дикой лошади.

О большой примитивности северного типа в сравнении с другими конскими группами свидетельствуют и другие признаки. Так, например, известные для диких лошадей масти буланую и мышастую встречаем лишь у представителей этого типа, причем эти масти в большем или меньшем количестве встречаются во всем ареале его распространения. Мышастая масть концентрируется на западе, т. е. в северной Европе, и реже встречается в Монголии, где распространены саврасая и буланая масти.

Интересно распространение одного признака окраски, который характерен для монгольской лошади. Среди последней нередко встречаются особи с своеобразным плечевым рисунком сетчатого строения, с извитым контуром. Этот рисунок имеется и у башкирской лошади. На западе он видоизменяется в характерные „крылья“ у вятки, а далее на западе в скандинавских странах и близлежащих районах постепенно заменяется плечевой полосой зебroidного типа. Однако, как удалось установить для карельской лошади, здесь изредка можно встретить типичный монгольский рисунок. Этот признак нигде за пределами ареала распространения лошади северной группы до сих пор не найден.

Все вышеизложенное свидетельствует о том, что лошади, обитающие на обширной территории — всей северной части Европы и Азии, от Скандинавии до японских островов, — могут быть объединены в одну общую группу — северный тип, и нет никаких оснований для резкого разграничения их на большее число самостоятельных типов. Те изменения, какие мы наблюдаем в области распространения северного типа, не столь существенны, чтобы они могли служить поводом для противопоставления их друг другу в той степени, как это мы делаем при сравнении между собой основных конских типов.

Эти изменения говорят лишь о том, что в области распространения вида образуется известное количество локальных рас. Этот факт, как мы видели, характерен для всех *Equidae*. Горные зебры образуют в Южной Африке ряд локальных рас, а у квагги, ареал распространения



которой более широк, эти расы отличаются друг от друга довольно резко. То же мы можем наблюдать на полуослах в Азии.

Правильность объединения лошадей севера в одну общую группу зависит в значительной мере от того, как разрешить вопрос о происхождении ее различных представителей.

В качестве диких предков этих лошадей принимались обычно для азиатской группы *E. przewalskii*, а для европейской группы поздней после-ледниковая дикая лошадь Европы, остатки которой сохранились и до позднего исторического времени. Эти лошади описывались различными авторами под разными наименованиями (*E. Gmelini* Ant., *E. europaeus* Stegmann), сюда же, повидимому, относится *E. caballus celticus* Ewart и ряд др.; остеологически они очень близки к их современным домашним потомкам. Поскольку вопрос об участии *E. przewalskii* в происхождении монгольской лошади получил у нас отрицательное разрешение, наиболее вероятным представляется предположение об общности происхождения всей северной группы лошадей как азиатских, так и европейских от одного дикого вида тарпана *E. Gmelini* Ant. Вернее всего, что последний, будучи широко распространен, имел не один, а два или большее число очагов одомашнения. Повидимому, кроме Европы местом одомашнения служила Азия, причем одомашнивались различные расы тарпана. В настоящее время мы можем говорить по крайней мере о двух таких расах — о лесном и о степном тарпанах [Антониус (11)]. Западные границы его распространения начинались от севера Испании; имеются находки и в Средней и в Восточной Европе. Восточные границы в настоящее время трудно определить, нужно думать, что они проходили все же не в Европе, а в Азии. По крайней мере лошадь Пржевальского была не единственным видом в степях Монголии; об этом свидетельствуют и данные палеонтологии<sup>1</sup>.

### Южный тип

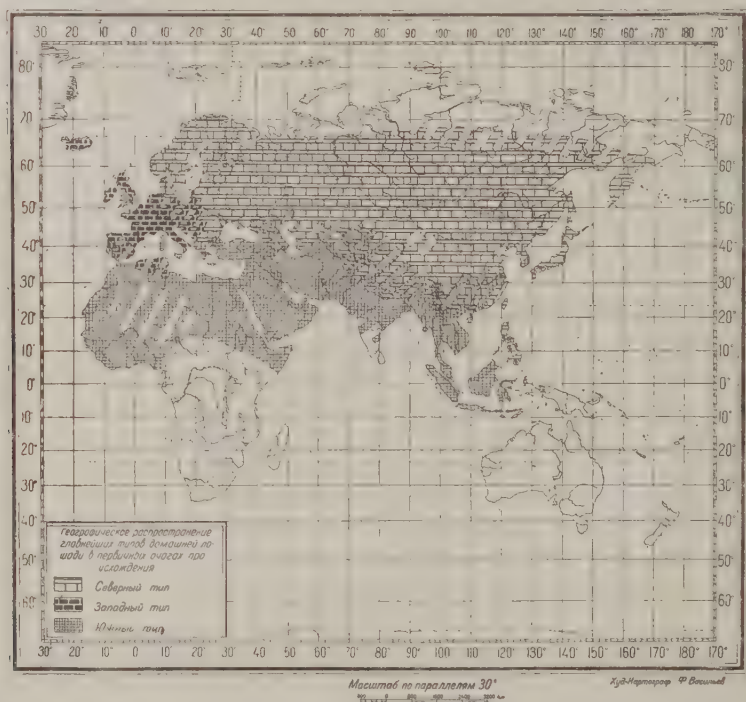
Следя за распространением северного типа (фиг. 17) в направлении с запада на восток, мы встречаем его на всем протяжении северной части Европы и Азии. Идя в направлении с севера на юг, мы впервые сталкиваемся с совершенно отличной группой, которая, несмотря на сильную изменчивость, характеризуется комплексом признаков, резко отличающим ее от только что рассмотренной северной группы. К этому новому южному типу относится совокупность пород Передней, Средней и Южной Азии, Северной Африки, а также мелкие зондские и средиземноморские островные расы.

Легкий костяк, легкая голова на тонкой шее, сильное развитие высотных промеров, высокий постанов хвоста, слабая оброслость — все

<sup>1</sup> Остатки найденных в Монголии лошадей дали основание Лэйдеккеру отнести их к форме, близкой к *E. sivalensis*.

эти особенности резко отделяют южную группу от северной. Вся она характеризуется тем конституциональным типом, который определяет его производственные возможности как быстроаллюрной верховой лошади.

Лошади южного типа, развиваясь в условиях древних высоких цивилизаций Передней и Средней Азии, а также Африки, играли крупную роль в экономике этих стран и в их политике завоеваний. Подвергаясь воздействию человека в течение ряда тысячелетий, отдельные расы этого типа достигли высокого развития своих производственных качеств и, распространяясь далее в соседние области, оказывали более

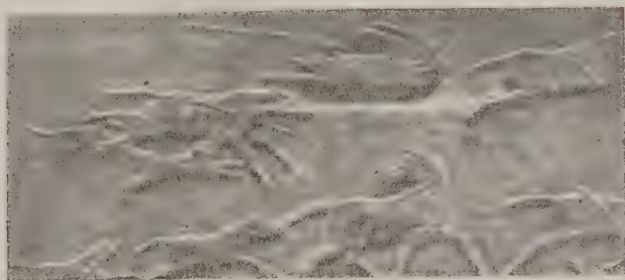


Фиг. 17. Географическое распространение главнейших типов домашней лошади

широкое влияние на развитие быстроаллюрного коневодства. Так возникли древние ассиро-вавилонские лошади, а позднее лошади древнего Египта; так возникла в более позднее время арабская лошадь; наконец, тот же южный тип послужил к выведению английской чистокровной лошади, ныне распространенной по всему земному шару.

Южный тип по своему происхождению не имеет ничего общего с северной лошастью. Его одомашнение происходило в иной географической обстановке и имело в основе иной исходный материал.

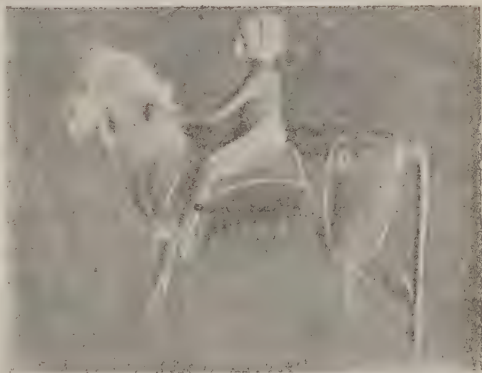
Несмотря на довольно полные сведения об истории южной лошади в домашнем состоянии, мы располагаем очень скудным материалом для суждений об ее происхождении. Немногочисленные данные, которые относятся к этому вопросу, рисуют нам предка южной лошади



Фиг. 18. Древнеассирийский барельеф, изображающий охоту на диких лошадей

довольно сильно отличающимся от диких лошадей лесной и степной оны.

Интересное изображение охоты на диких лошадей дает древнеассирийский барельеф (фиг. 18). Дикие лошади горного Ирана, изображенные на барельефе, относятся к тому же легкому быстроаллюрному типу, который мы позднее в Средней Азии встречаем в домашнем состоянии. Оброслость у этих лошадей выражена слабо. Замечательно, что хвост по своему строению напоминает скорее хвост полуосла, чем лошади. Это очень показательно, так как именно такого строения хвост мы скорее всего можем ожидать у предка южной лошади. Среди существующих пород домашней лошади только у южного типа, характеризующегося своей слабой оброслостью вообще, можно встретить особей с хвостом, лишенным у основания длинного волоса. Эти так называемые „крысиные хвосты“ можно нередко видеть у современных лошадей Передней Азии, но они были, по-видимому, более распространены в древности (фиг. 19). Штегман ссылается на ассирийские изображения домашних лошадей, которые показывают, что верхняя часть хвоста забинтовывалась, по-видимому,



Фиг. 19. Изображение лошади древнего Египта (17-я или 18-я династия)

из эстетических соображений для того, чтобы скрыть этот некрасивый признак.

Становится весьма вероятным тот факт, что предок южной лошади имел некоторые черты сходства с полуослом. Из раскопок в Анау Дюрстом описана *E. pumpelli*, которую он считал за исходного предка ориентальной ветви. Однако, те промеры, которые приводятся Дюрстом (*metacarpus* и *metatarsus*), чрезвычайно близки к таковым у полуослов.

Дикий предок южной лошади мог также, как лошадь Пржевальского, сохранить многие признаки, уклоняющиеся от типичных особенностей настоящей лошади. Однако, если степи Северной Азии воспитали тяжелую лошадь с конституциональными особенностями шагового типа, к которому относится лошадь Пржевальского, то южные пустыни и плоскогорья Средней Азии дали начало другому, легкому быстроаллюрному типу. Отношения между этими типами могли быть такими же, как это можно наблюдать в более слабой степени на современных куланах Монголии и Передней Азии.

Современный ареал распространения лошадей южного типа обширен (см. карту фиг. 17). В Передней и Южной Азии и в Северной Африке мы находим лучших представителей этого типа, который у северных границ своего распространения начинает заметно изменяться под влиянием гибридизации с соседней лошадью северного типа. Это влияние выражается в том, что в области соприкосновения двух типов мы имеем их постепенное взаимное поглощение.

На этом следует остановиться подробнее, так как изменение при взаимном влиянии северного и южного типов, захватывает обширные популяции лошадей, проходя широкой полосой через Среднюю Азию и далее на восток к Индии. Так, например, образовалась киргизская раса, совмещающая в себе в большей или меньшей степени признаки северного и южного типов.

Постараемся иллюстрировать это на ряде примеров.

Малигонов в своем „Исследовании по коневодству Сибирского края“ (5) произвел анализ выделения из общей популяции сибирской лошади основных ее типов. При этом ему удалось показать, что лошади сибирского края имеют в своем составе, наряду с другими, также довольно четко выраженные киргизский и монгольский типы. При сравнительном изучении экстерьера этих типов он применил способ возрастных профилей, который дал ему возможность установить тот существенный факт, что различные расы лошади, отличающиеся по крупности, составляют как бы один возрастной ряд переходных форм по признакам телосложения. Особенно интересное положение занял в таком возрастном ряду тип монгольской лошади, который, несмотря на свои малые размеры в отношении живого веса, оказался в конце возрастного ряда, показывая черты повышенной возмужалости.



Последнее как раз имело место при сравнении лошади монгольского типа с киргизской.

Так как оригинальной монгольской и киргизской лошади Малигонов в своем материале не имел, то, используя его метод, попробуем применить его к нашему материалу.

Метод возрастных профилей сводится к следующему. Различные промеры данной группы лошадей располагаются на горизонтали в последовательный ряд уменьшения „энергии роста“. Слева откладываются промеры, более всего отличающие взрослую лошадь от жеребенка и, следовательно, имеющие наибольший прирост в течение ее постэмбрионального развития; справа откладываются промеры, слабо растущие и в молодом состоянии мало отличающиеся от тех же промеров у взрослой лошади; между указанными промерами располагаются другие, занимающие в этом отношении промежуточное положение.

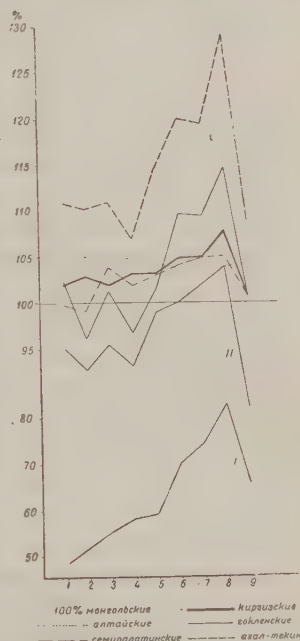
Принимая все эти промеры взятой группы лошадей за 100 и взяв в процентах от них измерения на молодом животном, получаем графическое выражение профиля жеребенка в виде линии, постепенно поднимающейся вверх слева направо.

Подобный „возрастной профиль“ даст нам возможность судить о наличии и степени недоразвитости (неотении) одной группы животных по сравнению с другой.

На фиг. 20 нами представлены такие профили. На горизонтали расположены принятые за 100 измерения монгольской лошади, а на вертикали соответствующие проценты измерений различных популяций киргизских и туркменских лошадей, а также молодой монгольской лошади в возрасте  $2\frac{1}{2}$  лет (1). Внизу помещен заимствованный у Малигонова профиль 3-месячного жеребенка Кубанской черноморки (1), построенный на измерениях, выраженных в процентах от взрослой лошади той же расы.

На чертеже удастся установить уже ранее отмеченный Малигоновым интересный факт, что киргизская лошадь (из Киргизии), профиль которой обозначен жирной линией, показывает ясные следы недоразвитости по сравнению с монгольской.

То же самое, но в меньшей степени, мы наблюдаем на семипалатинской лошади. Очевидно, изменение в сторону неотении усиливается при удалении популяции от Монголии на юго-восток и приближении



Фиг. 20. Возрастные профили различных рас азиатской лошади

ее к тому типу „восточной“ лошади, представителей которой мы находим еще южнее, впервые встречая их в виде конских рас Туркмении, Таджикистана и Узбекистана.

И действительно, взятые нами для сравнения и помещенные на чертеже две группы туркменской лошади — ахал-текинец и более примитивная беспородная геокленская лошадь — показывают наиболее резко выраженные черты неотении.

Алтайская лошадь, из Казахстана, обитающая наиболее близко к Монголии, не отличается, как мы видели, от монгольской по типу телосложения и имеет профиль без каких-либо следов неотении.

Эта общая картина географического распределения неотении в направлении от Монголии на юго-запад приводит нас к выяснению общего направления изменчивости лошади на обширной территории Средней Азии. Громадная группа монгольских лошадей, составляющая также большую часть конского населения Сибири, оказывается на конце ряда, на другом конце которого располагаются лошади южной группы. Не вдаваясь в критику малигоновских выводов, укажем все же, что его группировка лошадей по живому весу кажется нам довольно искусственной, в связи с чем его выводы должны иметь многочисленные исключения. Показательно, что полученная нами картина усиления признаков неотении в направлении на юго-запад сопровождается увеличением крупности лошади, что противоречит выводам Малигонова об обратной зависимости между неотенией и живым весом.

Как следует толковать те явления, которые нами найдены? Какова природа неотении киргизских и туркменских лошадей?

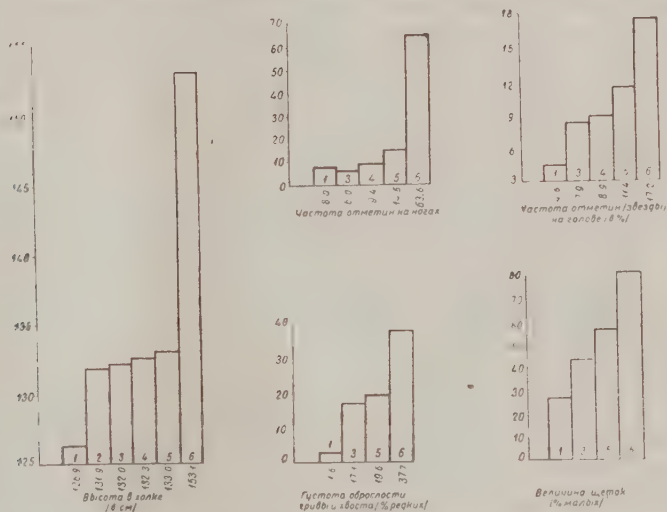
Нет сомнения в том, что здесь мы имеем дело с наследственными различиями, которые, повидимому, зависят от темпов роста и тесно связаны со скороспелостью расы. Несомненно и то, что влияние внешней среды, географического ландшафта и связанных с ними кормовых условий, взаимодействуя с организмом, играли существенную роль в процессе развития того или иного типа. Эволюционный процесс, движимый отбором, действующим всегда в определенной специфической обстановке, определял те пути, по которым шло формирование данной расы в том или ином географическом районе.

Характер изменчивости, найденный нами методом возрастных профилей, важен в данном случае не столько для иллюстрации самой неотении, сколько для того, чтобы установить общее направление в изменении лошади на обширной территории Средней Азии, идущем от исходного типа, к которому принадлежит монгольская лошадь.

Только что изложенная схема изменчивости очень обща, и по отдельным признакам указанные группы лошадей могут довольно резко от нее уклоняться, что вполне естественно, так как каждая популяция, будучи связана в своем развитии с другими, имеет и свои независимые, исторически сложившиеся пути эволюции. В особенности это

справедливо для различных конских рас южного Туркестана, имеющих иное происхождение, чем монгольская лошадь, и оставивших свои следы на киргизской лошади в результате длительной с ней гибридизации.

Та же изменчивость признаков в связи с переходом от северного типа к южному может быть показана на других примерах. На фиг. 21, где представлено распределение некоторых признаков в популяциях лошадей Средней Азии, это видно очень отчетливо. В том же направлении, как индексы телосложения, изменяются рост лошади, частота отметин на голове и ногах, оброслость гривы и хвоста и величина щеток.



Фиг. 21. Распределение некоторых признаков лошадей в Средней Азии: 1 — монгольская, 2 — алтайская, 3 — семипалатинская, 4 — киргизская, 5 — геокленская, 6 — ахал-текинская

Все вышеизложенное показывает, что для выделения киргизской лошади в какую-либо особую группу нет оснований. Это — раса, сложившаяся под влиянием длительного процесса гибридизации на стыке двух различных по своему генезису типов.

Географическая изменчивость, которую мы только что наблюдали на среднеазиатской лошади в Киргизии и Казахстане, распространяется на более обширную территорию; мы встречаем ее и далее на востоке, в южном Китае и северной Индии.

### Западный тип

Тяжелые шаговые лошади Западной Европы могут быть выделены как особая группа, характеризующаяся комплексом признаков.

Тот конституциональный тип шаговой лошади, с которым мы уже встречались при описании северной лошади, здесь выражен особенно резко. Входящие в эту группу породы характеризуются грубым костяком, массивной головой и шеей, коротким и отвислым крупом, низким

поставом хвоста. Оброслость выражена обычно очень сильно. Однако, в то время как лошади северной группы отличаются мелким ростом, западная группа включает в себя наиболее крупные из существующих конских пород.

Малигонов показал, что эти лошади занимают по телосложению крайнее место в ряду неотеничных форм, показывая черты, противоположные неотении, т. е. повышенной возмужалости. То же можно наблюдать на строении черепа. Мы знаем, что череп жеребенка характеризуется сильно развитой мозговой и слабо развитой лицевой частью. Широкий лоб округлен и отделен поперечной выемкой от лицевой части. Многие из низкорослых лошадей сохранили эту особенность во взрослом состоянии. Череп лошади западного типа обладает как раз противоположными признаками — узким лбом, длинной отогнутой лицевой и короткой мозговой частью.

Эволюция западного типа не может быть прослежена на всех этапах. Начиная с верхнего плиоцена, в Западной Европе встречается, наряду с мелкой, более крупная и тяжелая лошадь. Позднее, в четвертичное время, в связи с наступлением лесов, занимавших равнинные части Европы, ареал распространения этой лошади занял всю Западную Европу, исключая северную Германию и Скандинавию. Остеологические остатки (сюда относятся *E. robustus* Pomel., *E. mosbachensis* Reichenau, *E. Abeli* Antonius и др.) показывают, что это была крупная лошадь (до 180 см в холке), с длинной спиной, коротким и широким крупом. Череп имел узкий лоб и вытянутую лицевую часть. Пещерные изображения Испании и южной Франции относятся, очевидно, к этому типу.

Принадлежа главным образом к доледниковому и частично раннеледниковому периоду эти лошади сопутствовали гейдельбергскому человеку. Они принадлежат, таким образом, к значительно более раннему периоду, чем начало одомашнения животных; в более позднее время отсутствуют какие-либо сведения об их существовании.

Первые данные о крупной тяжелой лошади в домашнем состоянии мы встречаем на изображениях IV—VII вв. до нашей эры, — это наиболее древние о них сведения. Очевидно, что вывести их непосредственно от диллювиальной лошади не представляется возможным. Можно предполагать, что лошади западного типа возникли уже в домашнем состоянии как продукт зоотехнической практики человека. Такого мнения придерживается, например, Гильцгеймер. Если это так, то вопрос о происхождении западного типа от особого дикого предка отпадает.

Несомненно, что окончательное решение этого вопроса будет достигнуто лишь после широко поставленного эксперимента, связанного с изучением пластичности экстерьера лошади и всего комплекса признаков, свойственного западному типу.



Изложенная нами схема деления лошади на три типа очень обща. Предстоит большая работа по изучению конституциональных особенностей в пределах каждого типа. Эти особенности тесно связаны с производственными возможностями и характером использования лошади. Углубленное изучение конституции, несомненно, внесет ряд коррективов в только что набросанную схему и поможет точнее определить те пути, по которым должно пойти дальнейшее изучение лошади, и ее изменения в связи с потребностями, предъявляемыми практикой.

На основе вышеизложенного мы можем наметить лишь самые общие вехи в деле освоения существующего видового и расового фонда *Equidae* в деле создания новых пород.

На территории распространены рода *Equus*, в различных его районах сформировались отдельные виды, стоящие по отношению друг к другу в различной генетической связи. Не принимая во внимание зебргруппы, представляющей, однако, большой интерес в изучении эволюции рода, можно наметить следующий ряд переходных форм от осла к лошади:

Африкан- ские ослы	Онагр	Кулан	Лошадь Прже- вальского	Лошадь южного типа	Лошадь северного типа
-----------------------	-------	-------	------------------------------	--------------------------	-----------------------------

В практиковавшихся приемах видовой гибридизации обычно использовались крайние звенья этой цепи. Муловодство было известно со времени глубокой древности, но за все время своего существования человек должен был мириться с тем, что это животное только полезнее; стерильность мула преодолеть не удалось.

В настоящее время, когда найден мост, соединяющий осла и лошадь рядом промежуточных форм, имеются все основания считать, что вопрос о преодолении бесплодия мула не безнадежен. Его разрешению поможет освоение фонда диких видов путем включения его в гибридизационную работу.

Изложенное в главе о лошади Пржевальского заставляет предполагать, что ее гибриды с куланом могут оказаться плодовитыми. Так же плодовиты гибриды между куланом и ослом, лошадью Пржевальского и домашней лошадью. Эти опыты могут дать новый вид животного, который, обладая особенностями мула, не будет стерильным.

Не только эти достижения обещает нам в будущем гибридизационная работа. Известно, что куланы обладают исключительно быстрым бегом; этот признак, который у них выражен сильнее, чем у лучших представителей южного типа, открывает перед нами перспективы в создании новой исключительной по скорости аллюра лошади.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Добржанский Ф. Г. и Войтяцкий Б. П., Лошадь кочевого населения Семипалатинской губ., Материалы КЭИ Академии Наук СССР, вып. 8, серия Казахстанская, 1927.
2. Заленский В., Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии, Изд. Академии Наук, т. I, ч. 2, вып. 1, 1902.
3. Кулешов П. Н. и др., Коневодство, Сельхозгиз, 1933.
4. Лапшаков Я. Г., Забайкальская лошадь, ее разведение и уход за ней, Хабаровск, 1930.
5. Малигонов А. А., Материалы к познанию основных типов лошади Сибирского края, Новая деревня, 1927.
6. Поляков, Лошадь Пржевальского, Изд. Русского географического общества, 1881.
7. Придорогин М. И., Лошади Вятской губернии, Изв. Моск. с.-х. института, год VII, кн. I, 1902.
8. Румянцев Б. Ф. и Войтяцкий Б. П., Лошади Монголии, Труды Монгольской комиссии Академии Наук СССР, Вып. 22, 1936.
9. Урусов С. П., Русские туземные породы лошадей (клеппер, жмудка), 1899.
10. Холевинский, Очерк коневодства Монголии.
11. Antonius O., Über einige Quellen zur Frage der europäischen Wildpferde in historischer Zeit, Zeitschr. f. Tierzucht, Reihe B., XXVII, H. 1, 1923.
12. Antonius O., Grundzüge einer Stammgeschichte der Haustiere, Jena, 1922.
13. Ewart J. C., The Possible Ancestors of the Horses Living under Domestication, Reprinted from Science, № 8, vol. XXX, Nr. 763, Edinburg, 1909.
14. Franck L., Ein Beitrag zur Rassenkunde unserer Pferde, Landw. Jahrbücher, Bd IV, Berlin, 1875.
15. Gromova V., Die Säugetierfauna der mittelpaläolithischen Station bei Ilkaja im nördlichen Kaukasus, Труды Зоологического института Академии Наук СССР, I, 1932.
16. Hilzheimer M., Natürliche Rassengeschichte der Haussäugetiere, 1926.
17. Nehring A., Fossile Pferde aus deutschen Diluvial-Ablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden, Landwirtsch. Jahrbücher, 1884.
18. Stegmann von Pritzwald, Die Rassengeschichte der Wirtschaftstiere und ihre Bedeutung für die Geschichte der Menschen, Jena, 1924.
19. Wagner W., Die Chinesische Landwirtschaft, 1928.

## B. F. RUMJANCEV. ORIGIN OF THE DOMESTIC HORSE

## SUMMARY

The study of primitive aboriginal breeds of horses presents a great interest for the problem of the origin of the modern domestic horse with its many varieties of breeds. The aboriginal breeds have not changed under the influence of zootechnical activity of man to such an extent as the thoroughbreds. We ought to expect to find the characteristics of their initial wild ancestors preserved much better in these breeds. The study of the wild horse from the point of view of its varied species and their geographical distribution in the past and in the present is also most important. Systematics and the geographical distribution of the modern representatives of the family *Equidae* can help greatly to explain the evolution of the wild and the domestic horse.

The modern species of the family *Equidae* belong to the same genus *Equus*, which is divided into 3 groups or subgenera *Equus* s. str., *Hippotigris* and *Asinus* (see the map of geographical distribution of the species, fig. 11).

The subgenus *Asinus* is represented by the true ass, living in Africa, and by the semi-ass in Asia. The latter resembles the horse to a great extent and thus differs from the African asses. The same distinction exists among the species of the subgenus *Hippotigris*, which comprises the zebra-horses and the zebra-asses.

The first traces of the subgenus *Equus* s. str. appear during the pliocene period (Indostan). In the pleistocene period it spread widely all over the world with the exception of Australia. In the alluvium the distribution of this subgenus was limited to the Old World, where the divergence of this subgenus into separate species took place. At present the subgenus *Equus* is represented by one species only, the *E. przewalskii* Pol. Of other species, extinct during our historical period, we know *E. gmelini* Ant. The last survivors of this species were found in 1886 in the Southeastern Russian steppes and still earlier (at the end of the 18-th century) on the territory of modern Lithuania and Poland.

The study of variability in each group or subgenus shows their great plasticity, and it quite often happens that even in very limited areas of distribution we find the formation of a whole series of local races.

There is as yet no accepted common opinion as to the systematic grouping of the horses. Frank's old division into two groups—the eastern and the western—proved to be inadequate.

The Austrian group of scientists suggests a more detailed classification of horses. Anthonius suggests four and Hilzheimer five groups, each of which derives its descent from its own wild ancestor.

The most popular and widely spread classification is that of Ewart based upon the differences in the construction of the skull. Ewart distinguishes 3 types of horses—the steppe, the forest and the desert type: all of them have zonal distribution, and in this differ from Frank's division into two groups—the eastern and the western.

### The Part of Przewalsky Horse in the Origin of the Domestic Horse

The Przewalsky horse, described by Poljakoy in 1881, is the only living species of *Equidae* that could be considered to be one of the immediate ancestors of the domestic horse. The part played by the Przewalsky horse in the origin of the domestic horse was considered differently by many authors, but the majority is inclined to take it for the initial form that gave origin to the domestic horse of the Mongolian group. Of late, this point of view has been accepted in literature and found its way into the text-books.

The Mongolian expedition of the Academy of Sciences of the USSR, gathered a large material on the Mongolian domestic horse insufficiently studied up to now. This enables us to study more thoroughly the question of the relation between the domestic and wild horses of Mongolia.

Table 2 gives some data on the structure of the body of the Mongolian and the Przewalsky horse. The investigated features show a great similarity between these two species. However, this does not prove their genetic connection; Mongolian horses, as the representatives of the most primitive breeds, preserved best the type of build that is peculiar to the wild horse. The likeness between them can also depend on the territorial proximity of the areas of their habitation, which usually leaves rather marked traces on the structure of the body, as one can see from the study of the variabilities of all the representatives of the family *Equidae*.

The structure of the skull is one of the features that are less subject to variation under the influence of external conditions.

The comparison of these features of the Mongolian horse with those of Przewalsky horse reveals their considerable difference. Fig. 12 shows indices of the Mongolian horse (gelding from the slaughter-house in Ulan-Bator), of *E. przewalskii* and of the tarpan (from the Zoological Museum of the Academy of Sciences of the USSR).

The indices show that Mongolian horses differ greatly from the Przewalsky horse and are closely related to the tarpan. Their difference is not due to domestication, as in the case of cultured breeds.

Moreover, we find some features of the structure of the skull peculiar to the Mongolian horse also in wild horses, as, for instance, the quaternary skull found in Würtemberg, *E. germanicus*, or the structure of molar teeth in *E. mosbachensis*.

A number of other features point to the great dissimilarities between the Mongolian horse and that of Przewalsky. Exuberant shagginess of the Mongolian horse distinguishing it from the Przewalsky horse, is not an exclusive peculiarity of domestic breeds. Paleolithic cave-pictures represent extremely shaggy wild horses, while among the modern domestic breeds of the southern group we find species with a very poor shagginess.

Quite a large percentage of Mongolian horses have no horny excrescences on the inner side of their hind legs while Przewalsky horse has them on all four legs and the tarpan has none on his hind legs.

It is much easier to ascertain the origin of the Mongolian horse connecting it with the other wild ancestors, as we do when describing the northern type. As to the Przewalsky horse, it was traditionally regarded as an ancestor of the domestic horse, and its connection with the Mongolian horse is the easiest explanation of its part in the evolution of the domestic horse.



In our opinion, Przewalsky's horse has played no part in the evolution of the domestic horse. The study of the characteristics of this horse reveals its resemblance to the Asiatic semi-ass—kulan. This resemblance is especially striking when comparing the general build of these two species. The structure of their skulls presents the same similarity (Fig. 12). Both species have long skulls with a broad facial part and with flat eye-sockets; the cerebral part of the skull is slightly bulging, and therefore its front breadth is rather big. The lower jaw is very long. The comparison of other features shows a great similarity between the Przewalsky horse and the kulan, for instance: 1) the molar teeth of Przewalsky horse are larger than in other species and resemble the teeth of the semi-ass; 2) the Przewalsky horse has 5 lumbar vertebrae, which characterizes the skeleton of the ass; 3) the front lumbar vertebra has a form intermediate between that of the domestic horse and the semi-ass; 4) the same applies to the form of the tail; 5) resemblances can be traced in the structure of the hoof, shoulder, pattern massive head, absence of the withers, shape of the front phalange, and so on. All this shows that, among the horses, the horse of Przewalsky takes the extreme place, which connects the horses with the group of the semi-asses.

We find therefore in the genus *Equus* variations which range from African asses to the semi-asses, thence to the Przewalsky horse and at last to the domestic horse.

### The Northern Group

In the light of all that has been said about the origin of the Mongolian horse one has to reconsider the view that this breed constitutes a separate group.

In connectoin with this, it is rather interesting to compare it with the geographically neighbouring breeds, especially with the undersized horses of Northern Europe.

This group includes quite a number of local breeds, characterized by the same general features: small size, rough skeleton, short legs, massive head, short neck, and so on. To this group belong the clepper, the Norwegian, the Finnish, the Karelian, the Vjatka horse and others.

The features that are common to them, as just mentioned, are characteristic of the Mongolian horse too. The comparison of the body indices of these horses is shown in Table 2.

Table 1 shows also that the structure of the skull of the Mongolian horse does not differ from that of the northern group. We have all reasons to unite the northern and the Mongolian horses into one common group distributed all over the northern half of the Eurasian continent and differing from all the other groups of modern horses by many peculiarities that prove the exceptional primitiveness of this group. For ins-

tance, mouse grey and dun, the usual colours of hair in wild horses, are met with only in the representatives of this group.

It is usually accepted that the North-European group of horses descended from the post-glacial wild European horse, the remains of which survived up to a late historical period (*E. gmelini* Ant., *E. europaeus* Stegm. and others). Mongolian horses, as we have seen, according to the measurements and skull indices, are closely related to the tarpan—a representative of this group—and this makes the introduction of this horse into one group with the North-European horses even more convincing.

### The Southern Group

To this group belong all the breeds of Near, Middle, and Southern Asia, Northern Africa and also the small Sunda and Mediterranean island breeds. These breeds are characterized by a number of peculiarities that place them among the rapid runners. Their origin has nothing in common with the northern horse. The most probable ancestor of this group seems to be the wild mountain horse of Iran and Near and Middle Asia, whose characteristic features are poor growth of hair and a number of peculiarities that relate it closely to the semi-ass (for instance, the structure of metacarpus and metatarsus in *E. pumpelli*).

On the boundary between the areas of the northern and the southern horses takes place their hybridization. It is possible to trace it in many features.

### The Western Group

The heavy cart-horses of Western Europe can be distinguished as a separate group characterized by a combination of features.

Not all the stages of its evolution can be traced. Osteological remains point to the existence of the large horse in the pre-glacial period in Europe (*E. robustus* Pomel, *E. mosbachensis* Reichenau, *E. abeli* Antonius and others). In the later periods, one cannot find any data on these horses, so that the modern horses of the western group cannot be derived from them immediately. It is quite possible that the horses of the western group originated in the domestic state, as a product of the zootechnical practice of man.

Institute of Genetics  
Academy of Sciences of the USSR.  
Moscow.

Х. Ф. КУШНЕР

### СЕЛЕКЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЖИВОГО ВЕСА ТЕЛЯТ ПРИ РОЖДЕНИИ И ФАКТОРЫ, ЕГО ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Перед животноводческой наукой стоит задача отыскания методов ускорения оценки наследственных качеств животных, в особенности производителей.

В нормальных условиях воспитания корреляция между весом телят в ранних возрастах и их весом во взрослом состоянии довольно высока, в условиях недокорма значительно снижается.

Вес матерей (при постоянном возрасте) существенно влияет на вес их телят как при рождении, так и во взрослом состоянии. Между фенотипом и генотипом — в отношении живого веса — корреляция очень высокая.

В последнее время в исследовательской работе по селекции сельскохозяйственных животных, по совершенно понятным причинам, уделяется очень много внимания отысканию показателей, ускоряющих оценку наследственных качеств продуктивности животных. К таким работам относятся исследования о связи годовой молочной продуктивности с удоем за один месяц, с семидневным удоем и даже с максимальным удоем за одни сутки (Давыдов, Лютиков, Линченко и др.). Появились указания о высокой корреляционной связи между молочностью и определенными гистологическими показателями структуры кожи, с отдельными элементами крови (Замятин, Подоба, Краснокутская, Иванова).

В отношении оценки мясных качеств делаются попытки установить связь между живым и убойным весом животных с их морфологическими показателями (рациональная оценка экстерьера), с количеством и составом крови, с анатомо-гистологическими показателями внутренних органов (неопубликованные, не вполне законченные работы Оренбургского научно-исследовательского института).

Наконец, появилась серия работ о большом значении в определении живого веса животных во взрослом состоянии их показателей в более раннем возрасте и даже при рождении.

Основные теоретические работы по росту животных (Шмальгаузен, Майнот) придают большое значение исходному весу в определении конечного веса животного. Таким определяющим фактором акад. Шмальгаузен считает массу зародышевого яйца, но указываемая им же известная пропорциональность и зависимость в степени развития более поздних стадий от ранних эмбриональных дает возможность в практической работе критерием исходной массы считать живой вес животного при рождении.

Однако, различие в степени дифференцировки организма при рождении у различных видов, рас и пород животных требует в каждом отдельном конкретном случае, например, для каждой породы сельскохозяйственных животных, установления своих особенностей и зависимостей с последующим развитием. Совершенно ясно, что если, например, 25-килограммовый вес при рождении для телка казахской породы является показателем его хорошего развития, то для телка швицкой или симментальской породы те же 25 кг говорят о явной недоразвитости или даже недоношенности.

Исследования зависимости последующего развития животных от веса при рождении проводились на всех основных видах сельскохозяйственных и нескольких видах лабораторных животных.

Итон для морских свинок установил следующие коэффициенты корреляции веса при рождении с дальнейшим развитием: с весом в 1 месяц  $r=0.71$ , в 6 мес.  $r=0.47$  и в 1 год  $r=0.41$ .

Копец для кроликов приводит следующие величины корреляции веса при рождении и веса в 1, 3, 6 и 12 месяцев.

Таблица 1

Пол	1 мес.	3 мес.	6 мес.	12 мес.
Самцы . .	0.66	0.52	0.42	0.33
Самки . .	0.46	0.58	0.59	0.55

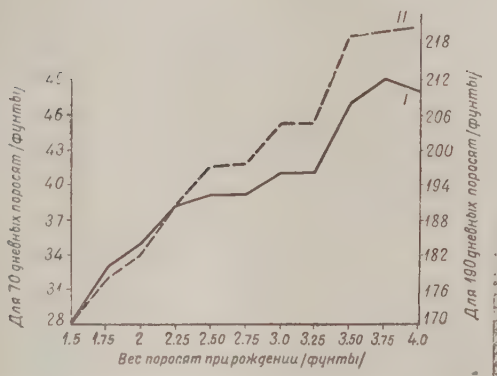
Б. Г. Меньшов установил зависимость веса кроликов в 4-месячном возрасте от веса при рождении в следующем размере: для шиншилла  $r=0.49 \pm 0.17$ , для шиншилла и венских голубых  $r=0.30 \pm 0.056$ .

Несколько более противоречивы данные по вопросу о зависимости веса в 6-месячном возрасте от веса при рождении у свиньи. Так, по материалам Полтавского института свиноводства вес поросят при рождении не может служить показателем их развития в более старшем возрасте ( $r$  при рождении и в 6 месяцев равен  $0.12 \pm 0.03$ ), и только вес в несколько более старших возрастах обнаруживает существенную зависимость ( $r$  между 6-месячными и годовичками равен  $0.82 \pm 0.03$ , между 3-месячными и 6-месячными равен  $0.70 \pm 0.02$ ) Несколько выше корреляция живого веса поросят при рождении и в



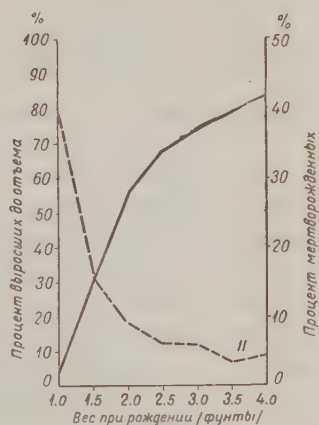
6 месяцев по Соловьеву ( $r=0.25 \pm 0.05$ ) и Самборскому ( $r=0.19 \pm 0.04$ ).

Однако, по данным Целлера (Zeller), установленным по 1429 поросям, вес поросят при рождении слу-



Фиг. 1. Зависимость веса поросят в 70(I) и 190(II)-дневном возрасте от их веса при рождении

жит весьма верным критерием оценки их потенциальных возможностей дальнейшего роста. В табл. 2 и на фиг. 1 эта зависимость представлена в более развернутом виде, причем вес, согласно цитируемой работе, дан в англ. фунтах.



Фиг. 2. Жизнеспособность поросят в зависимости от веса при рождении: I — процент выросших до отъема, II — процент мертворожденных

Таблица 2

Количество и вес	Вес при рождении (англ. фунты)										
	1.5	1.75	2	2.25	2.50	2.75	3.0	3.25	3.50	3.75	4.0
Количество поросят	25	37	162	167	32	200	250	101	93	37	35
Средний вес в 70 дней	28	33	35	38	39	39	42	42	47	49	48
„ „ „ 190 „	170	177	182	190	197	198	204	205	219	220	221

Если, таким образом, в вопросе о значении живого веса поросят при рождении, как показателя их дальнейших продуктивных возможностей (веса), и имеются некоторые сомнения, то большая жизнеспособность и большой выход животных высших племенных классов среди более тяжеловесных при рождении поросят совершенно бесспорны. Так, тот же Целлер на основании очень многочисленных данных приводит следующую зависимость между весом поросят при рождении и их жизнеспособностью (табл. 3 и фиг. 2).

Таблица 3

Вес при рождении в фунтах	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0
Количество поросят . . . . .	160	543	1 422	2 064	2 120	1 059	381
Процент мертворожденных . . .	39.4	15.8	9.4	6.3	6.0	3.1	4.5
Процент выросших до отъема . .	5.0	30.2	56.0	68.2	74.2	79.0	83.5

Таким образом, по мере увеличения веса новорожденных поросят значительно сокращается процент мертворожденных и, наоборот, увеличивается выход ко времени отъема.

Самборский установил по 5 660 пороссятам интересную связь между судьбой новорожденных поросят и их весом при рождении: средний вес мертворожденных — 1.16 кг, средний вес при рождении павших и задушенных — 1.21 кг, выбракованных — 1.18 кг, пошедших на племя — 1.34 кг.

По данным Контрольного союза свиноводов Силезии вес поросят при рождении следующим образом определяет их качества ко времени отъема (табл. 4).

Таблица 4

Вес при рождении в кг	Процент поросят, достигших при отъеме веса	
	до 6 кг	выше 6 кг
0.7	68	32
1.0	34	66
1.8	—	100

Таким образом, если  $\frac{2}{3}$  из числа легковесных при рождении поросят ко времени отъема весят ниже 6 кг, то из группы тяжеловесных при рождении все 100% весят к отъему более 6 кг.

Высокая зависимость веса взрослых животных от веса при рождении имеется и среди овец. Смирнов для романовских овец приводит следующие данные:

Таблица 5

Вес при рождении в кг	Колич. голов	Средний вес в кг	
		6 мес.	10 мес.
2	74	21.3	28.3
3	185	23.1	30.3
4	23	26.4	32.6

Для мерино-валахских метисных ягнят Боголюбова установила довольно высокую корреляцию веса при рождении с привесом за первый месяц жизни (по одинцам):

Для баранчиков . . . . .  $r = 0.48 \pm 0.01$  ( $n = 751$ )

„ ярок . . . . .  $r = 0.34 \pm 0.001$  ( $n = 562$ )

Особенно важное селекционное значение имеет тот факт, отмеченный в последней работе, что оценка племенных качеств отдельных баранов по весу их ягнят при рождении и по вторичному взвешиванию в 5-месячном возрасте, как правило, совпадала.

Перейдем к выяснению вопроса о значении живого веса при рождении у крупного рогатого скота. Гертнер (Gärtner) по группе телят в 65 голов приводит следующие величины корреляции веса при рождении с весом в последующих возрастах:

При рождении и в 1 мес. . . . .	$+0.53 \pm 0.09$
" " " 2 " . . . . .	$+0.59 \pm 0.08$
" " " 3 " . . . . .	$+0.42 \pm 0.10$
" " " 4 " . . . . .	$+0.47 \pm 0.09$
" " " 5 " . . . . .	$+0.51 \pm 0.09$
" " " 6 " . . . . .	$+0.50 \pm 0.09$

К сожалению, автор не приводит величин корреляции с весом в более старших возрастах. Однако и приведенные данные вполне убедительно говорят о высоком селекционном значении веса телят при рождении.

Гораздо меньшую роль весу телят при рождении придают работники кафедры разведения Ленинградского зоотехнического института. Пользуясь данными Назаренко по серо-украинскому скоту (табл. 6), они отрицают практическое значение веса при рождении как показателя дальнейших способностей животного. На основании приводимых ими далее величин корреляции веса взрослых коров старше 5 лет с их весом в 6-месячном ( $r =$

$0.58 \pm 0.07$  по 98 головам) и весом в годовом ( $r = 0.61 \pm 0.09$  по 50 головам) возрастах они устанавливают, что только „вес в 1.5 года служит достаточно точным показателем веса этого жи-

вотного во взрослом состоянии“. Нам думается, что данные Назаренко (табл. 6) о невысокой корреляции живого веса при рождении с весом в последующих возрастах обусловлены тем, что они установлены на животных нескольких хозяйств, условия которых для развития животных, как нам известно, были совершенно несравнимыми.

Значение этих условий для величин корреляции веса телят при рождении и веса в 6 месяцев довольно наглядно показывает А. С. Карпов (Оренбургский научно-исследовательский институт) по материалам развития телят бестужевской породы. Коэффициенты корреляции в зависимости от сезона рождения изменялись следующим образом:

Таблица 6

Пол	Коэффициенты корреляции веса при рождении весом в		
	6 мес.	1 год	1.5 года
Бычки	$0.32 \pm 0.09$	$0.29 \pm 0.14$	$0.13 \pm 0.23$
Телки	$0.24 \pm 0.08$	$0.06 \pm 0.13$	$0.22 \pm 0.22$





С. Васильев (Оренбургский научно-исследовательский институт) по материалам наблюдений над развитием чистопородного герефордского молодняка в трех разных племхозах установил следующие величины корреляции:

	Бычки	Телочки
При рождении и в 12 мес. . . .	$r = 0.36 \pm 0.08$	$0.25 \pm 0.1$
В 3 месяца " " 12 " . . .	$r = 0.57 \pm 0.12$	$0.60 \pm 0.12$

Естественно ожидать, что если бы эти расчеты были произведены для каждого хозяйства в отдельности, величины корреляции были бы еще выше.

Т. Тавилдарова по 89 головам казахской породы установила корреляцию между весом при рождении и весом в 6 месяцев:  $r = 0.38 \pm 0.09$ .

Ниже мы приводим наши данные<sup>1</sup> по изучению скороспелости и роста метис-герефордского (в совхозе им. Цвиллинга Оренбургской области) и местного казах-калмыцкого (совхоз им. Блюхера Оренбургской области) молодняка.

Матери этих телят представляют собой местных коров так называемой казах-калмыцкой популяции с показателями среднего живого веса: по совхозу им. Цвиллинга  $310.3 \pm 4.5$  кг и по совхозу им. Блюхера  $311.5 \pm 3.7$  кг.

По возрастному составу это в основном взрослые коровы (первотелок не было совершенно, а среди остальных коровы в возрасте 5 лет и старше составляли 85%). Все телята по срокам отела представляют собой чрезвычайно компактную группу, а именно: в опыт попали телята, родившиеся только в период от 15 мая до 15 июля.

В нашу обработку попали по группе телок 61 голова по совхозу им. Цвиллинга и 51 голова по совхозу им. Блюхера.

Что касается бычков, то в связи с тем, что часть из них в годовом возрасте была кастрирована, известное количество голов после 6-месячного возраста из обработки выпало. Таким образом, расчеты по бычкам для возрастов: при рождении, в 3 и в 6 месяцев произведены по совхозу им. Цвиллинга на 90 головах и по совхозу им. Блюхера на 66 головах, а начиная с годового возраста и старше в обработку вошел только 71 бычок совхоза им. Цвиллинга, так как в совхозе им. Блюхера после кастрации осталось только 29 голов. Кормление всех телят, вне зависимости от их веса при рождении, было одинаковым и по количеству скормленных кормов за первые 6 месяцев достаточным; некоторые перебои имели место во время первой зимовки, когда телята были в возрасте 6—12 месяцев. В табл. 7 приведены

<sup>1</sup> Данные получены из опытов по метизации герефордов с казах-калмыцким скотом, которые проводились Оренбургским научно-исследовательским институтом мясомолочного скотоводства.

величины корреляции живых весов этого молодняка между разными возрастами.

Таблица 7

Коэффициенты корреляции между возрастами

Группа животных	При рождении и в				между возрастами:		
	3 мес.	6 мес.	12 мес.	18 мес.	3 и 12 мес.	3 и 18 мес.	6 и 18 мес.
<b>Телки</b>							
Совхоз им. Блюхера . . . . .	$0.75 \pm 0.06$	$0.69 \pm 0.07$	$0.68 \pm 0.04$	$0.68 \pm 0.08$	$0.72 \pm 0.07$	$0.54 \pm 0.11$	$0.69 \pm 0.08$
Совхоз им. Цвиллинга . . . . .	$0.58 \pm 0.08$	$0.49 \pm 0.09$	$0.67 \pm 0.05$	$0.47 \pm 0.1$	$0.68 \pm 0.07$	$0.62 \pm 0.08$	$0.78 \pm 0.05$
<b>Бычки</b>							
Совхоз им. Блюхера . . . . .	$0.63 \pm 0.07$	$0.50 \pm 0.09$	—	—	—	—	—
Совхоз им. Цвиллинга . . . . .	$0.75 \pm 0.04$	$0.50 \pm 0.08$	$0.53 \pm 0.08$	$0.43 \pm 0.09$	$0.75 \pm 0.05$	$0.71 \pm 0.06$	$0.68 \pm 0.05$

Такая высокая корреляция живого веса животного в 18-месячном возрасте с его весом в 3 месяца и даже с весом телка при рождении лишний раз подтверждает установленное многими авторами положение о высоком селекционном значении веса молодняка в раннем возрасте для предвидения их свойств во взрослом состоянии. Особенно, конечно, велика роль этой корреляции для ускорения оценки мясных качеств племпроизводителей при испытании их по потомству. Ускорение этой оценки по телятам в раннем возрасте диктуется, между прочим, для совхозов еще и той необходимостью, что большая часть телят текущего года рождения, по которым должна вестись оценка их отцов, отдается колхозам и колхозникам в возрасте 5—6 месяцев<sup>1</sup>. При этом все время надо иметь в виду, что пользоваться оценкой телят в раннем возрасте в целях предвидения их продуктивных возможностей в последующем можно лишь в тех случаях, когда условия их эмбрионального питания и кормления в молочный период были, конечно, вполне нормальными<sup>2</sup>.

Из числа ненаследственных факторов, влияющих на вес телка при рождении, следует отметить возраст матерей, кормление их, в особенности в последнее время стельности, и длину сухостоя.

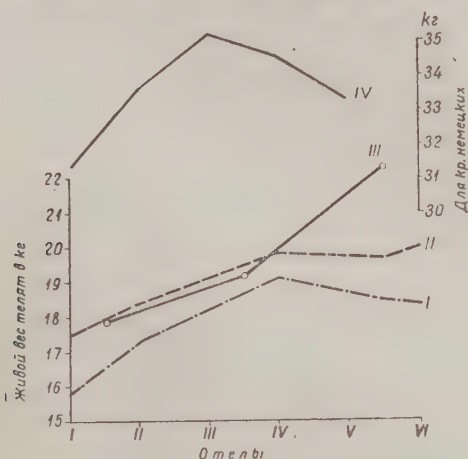
На основании работ целого ряда исследователей (А. Блюм, Кинг, Б. Меньшов, Пелехов, Тавилдарова, Удольский, Пшеничный, Карпов и др.) можно считать бесспорно доказанным, что неудовлетворительное

<sup>1</sup> Заметим, что эта передача большей части потомства в различные колхозы с разными условиями кормления особенно затрудняет оценку молочных качеств производителей.

<sup>2</sup> Совпадение в оценке производителей кр. рог. скота калмыцкой породы по весу их потомства при рождении и в 5-ти месячном возрасте установил недавно Синягин (Труды Московск. Зоотехн. Инст. им. Молотова, т. II).

кормление беременных животных, заниженный для коров период сухостоя снижают живой вес плода при рождении. Отрицание роли этих ненаследственных условий эмбрионального развития на вес новорожденных у других авторов (Эклиз, Замятин и др.) можно объяснить несущественными в этих случаях отклонениями от нормальных условий кормления и содержания стельных коров, причем эти отклонения могли быть достаточными для некоторого снижения упитанности матерей, без влияния, однако, на развитие плода. Влияние возраста матерей на вес новорожденных телят тесно связано с влиянием их веса.

Больше того, Пелехов, например, считает, что вообще влияние возраста матерей можно целиком отнести к увеличивающемуся с возрастом весу, хотя несколько ниже сам же замечает, что даже после



Фиг. 3. Зависимость между возрастом матерей (в отелах) и весом их телят при рождении I — телки казахские (по Замятину), II — бычки казахские (по Замятину), III — телки сибирские (по Удольскому), IV — бычки кр.-немецкие (по Уману)

остановки роста коров (5—7-й отел) вес телят при рождении продолжает подниматься, в связи с увеличением от каждой беременности объема матки. Однако, Ю. Уман признает увеличение веса новорожденных у коров только до 4-го отела, и, наоборот, он указывает, что снижение веса новорожденных у коров после 4-го отела является нормальным отражением целого ряда биологических особенностей организма, связанных со снижением общей жизнедеятельности.

Влияние возраста матерей (без исключения влияния их веса) на вес новорожденных телят по разным авторам более наглядно представлено на фиг. 3.

По Тавилдаровой швицкие телята Горецкой фермы, родившиеся от первотелок, весили 88%, от второтелок—93% от веса телят, родившихся от коров 3-го отела и старше.

Повидимому, именно вес матерей является более определяющим моментом в весе новорожденных, нежели их возраст.

Так, по Замятину (табл. 8) вес казахских телят при рождении находился в следующей зависимости от матерей: вес телят от коров большего возраста с весом ниже 320 кг оказался ниже веса телят от молодых коров с большим весом.

Таблица 8

Группы коров	Вес телят при рождении в кг	
	телочки	бычки
Коровы 1—3 лет с живым весом больше 320 кг . .	$17.3 \pm 0.35$	$19.25 \pm 0.5$
Коровы 4 лет и старше с живым весом ниже 320 кг	$16.94 \pm 0.41$	$19.18 \pm 0.50$

Также и из работы Эклиза видно, что увеличение веса телят с возрастом матерей может быть в значительной степени обусловлено именно весом последних (табл. 9):

Таблица 9

Группы коров	Джерсейские ко- ровы, вес в кг		Гольштинские ко- ровы, вес в кг	
	матери	телята	матери	телята
Коровы 1—2 телят .	356	22.5	452	39.9
Коровы 3 телят и старше . . . . .	408	24.8	584	43.7

Вес матерей с весом телят при рождении коррелирует следующим образом: по Уману  $r = 0.64 \pm 0.07$ , по Замятину  $r = 0.39 \pm 0.05$ , по Лютикову: для швицев  $r = 0.39$  и бестужевцев  $r = 0.35^1$  или графически эта связь будет иметь вид, представленный на фиг. 4.

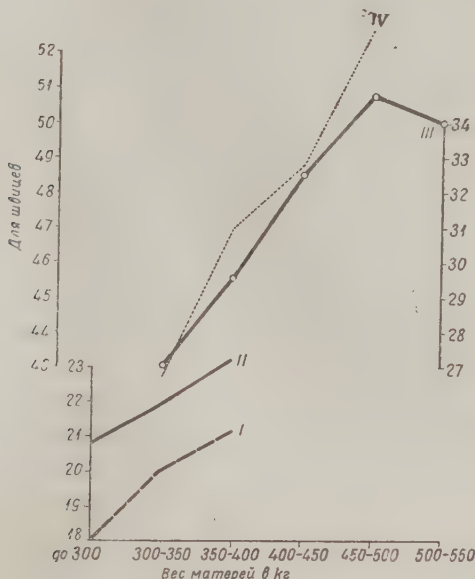
Таким образом, можно с уверенностью сказать, что с увеличением веса матерей (если, конечно, это увеличение не идет за счет излишнего ожирения маток, недопустимого в племенном стаде) вес телят при рождении увеличивается. Указываемая т. Тавилдаровой по материалам швицкого скота Майновского племрассадника криволинейная корреляция между весом матерей и телят при математическом анализе приводимых ею же величин не подтверждается.

Так, произведенные нами по материалам Тавилдаровой расчеты меры линейности по Блекману (способы вычисления см. у Митропольского

<sup>1</sup> По Урбановичу для бестужевцев  $r = 0.377 \pm 0.10$ .



„Техника статистического исчисления“, стр. 396-397), представляющей собой разность квадратов корреляционного отношения и коэффициента корреляции, показали, что она математически недостоверна, так как не превышает своей утроенной ошибки ( $0.1064 \pm 0.0424$ ).



Для швицев IV: 401—500|501—600|601—700|701—800

Фиг. 4. Зависимость между весом матерей и весом их телат при рождении: I—телки сибирские (по Удольскому), II—бычки III—телки кр.-немецкие (по Уману), IV—телята швицкие (по Тавилдаровой)

Приводимое ею и другими авторами (Удольский) положение, что чем крупнее корова, тем меньший процент от ее живого веса составляет вес телка, не может служить аргументом для утверждения о наличии криволинейной корреляции между весом матерей и телат. В этом легко убедиться из следующего схематического примера:

Средний вес маток в кг. . .	300	400	500	600
„ „ их телат „ „ . . .	20	25	30	35
„ „ в % от веса маток	6.6	6.2	6.0	5.8

Корреляция здесь бесспорно прямолинейная, хотя процент веса телат от веса их матерей падает. Скажем заранее, что в наших материалах да и у самой Тавилдаровой, по казахскому скоту, никакой криволинейной связи по признакам—вес матери—вес новорожденных телат—не получилось.

При анализе кривых на фиг. 4 надо иметь в виду, что здесь нигде влияние возраста матерей не исключено. Это уточнение можно бы проделать либо путем вычисления парциальной корреляции при исключении влияния возраста, либо путем специальных расчетов величины  $r$  для одновозрастных групп животных.

К сожалению, литературные указания о таком именно подходе в работах по крупному рогатому скоту нам неизвестны.

Есть указания Итона о морских свинках, что коэффициент корреляции между весом матерей (при постоянном возрасте) и весом потомства при рождении равен 0,31.

А. В. Кондырев для кур установил корреляцию между весом 496 одновозрастных (двухлетки) бентамок и весом яиц, равную  $0.42 \pm 0.03$ .

Наконец, совершенно бесспорная положительная корреляция между весом овец и их ягнят при рождении установлена М. Ф. Ивановым, Mumford, Боголюбовой и др. Известно, какое значение придавал покойный академик М. Ф. Иванов фенотипу матерей: „средний живой вес новорожденных ягнят обуславливается величиной матери“ (Бюллетень Аскания-Нова, № 2).

В вышеупомянутых опытах Оренбургского института, где матери подопытных телят представляли собой, в основном, взрослых, закончивших рост коров (первотелок не было совершенно и очень мало молодых), так что влияние возраста, можно считать, отсутствовало, величины корреляции между весом матерей и весом телят при рождении были следующие: по совхозу им. Блюхера для бычков  $r = 0,30 \pm 0,12$ , для телочек  $r = 0,308 \pm 0,128$ , по совхозу им. Цвиллинга — для бычков  $r = 0,42 \pm 0,08$  и для телок  $r = 0,46 \pm 0,1$ . При этом, исходя из формулы  $\sqrt{h} = 2r_{md}$ , где  $h$  — корреляция между генотипом и фенотипом и  $r_{md}$  — корреляция между фенотипами матерей и дочерей, получим для нашего случая величину корреляции между генотипом и фенотипом  $h$  по совхозу Блюхера 0,78 и по совхозу Цвиллинга 0,95. (По материалам К. М. Лютикова величины  $h$  колебались от 0,72 для Тимирязевского стада до 0,88 для швицев.)

Однако в практической селекционной работе наиболее значительный интерес представляет влияние веса матерей на вес потомства в более зрелом возрасте.

Что касается молочной продуктивности, то наличие положительной корреляции между удоями матерей и дочерей доказана многими авторами (Давенпорт, Гоуэн, Гаркави, Гревс и др.), в отношении же живого веса этот вопрос разработан слабее.

Из литературных указаний по вопросу о связи между сложением родителей и потомства можно сослаться на работу Гоуэна (Gowen, 1933) с джерсейским скотом, установившего корреляцию между быками и взрослыми дочерьми их (736 пар), по показателям живого веса равную  $30,4 \pm 0,06$ . В совокупности по весу и 7 промерам средний коэффици-

ент корреляции оказался равным 0,39; между матерями и дочерьми (1549 пар) эти величины были соответственно следующими:  $0,37 \pm 0,01$  и  $0,45$ .

В наших материалах установлены следующие коэффициенты корреляции между весом матерей и весом дочерей в 18-месячном возрасте: по совхозу им. Цвиллинга  $r = 0,30 \pm 0,11$  и по совхозу им. Блюхера  $r = 0,50 \pm 0,14$ . Такие относительно большие величины корреляции и их математическая достоверность обещают на первых этапах работы с породой довольно существенную эффективность массового отбора по живому весу. Так, в наших опытах оказалось, что от коров правой половины вариационного ряда, т. е. от коров, вес которых тяжелее среднего веса всей группы животных (по совхозу им. Цвиллинга средний вес матерей телок равен 310 кг и по совхозу им. Блюхера—311 кг), их дочери в 18-месячном возрасте весили в совхозе им. Цвиллинга 282,5 кг и в совхозе им. Блюхера—270,6 кг, тогда как от коров левой половины вариационного ряда, т. е. от коров веса ниже среднего, дочери соответственно весили 265,4 и 245,2 кг. Таким образом, несмотря даже на неизбежную при этом регрессию, эффективность массового отбора по фенотипу при надлежащем учете внешних условий весьма ощутительна.

### Выводы

1. Основные теоретические работы по росту животных (Шмальгаузен, Майнот и др.) придают большое значение исходному весу-массе зародышевого яйца в определении конечного веса животного. В практической работе критерием исходной массы в пределах однородной группы животных можно считать живой вес при рождении.

2. Большинство исследований по вопросу о связи живого веса при рождении с весом в дальнейших возрастах, проведенных на различных видах лабораторных и сельскохозяйственных животных, действительно обнаруживает высокие коэффициенты корреляции. При этом в условиях нормального, достаточно обильного кормления величины корреляции более высокие, чем в условиях недокорма, когда генотипические различия в отношении способностей роста и развития значительно нивелируются.

3. По нашим материалам, из опытов Оренбургского научно-исследовательского института по развитию 141 головы метис-герефордских телят и 117 голов местных казах-калмыцких телят, приведенных в табл. 7 в разрезе каждой половой и породной групп, мы получили величины коэффициентов корреляции между весом при рождении и весом в 18-месячном возрасте от 0,43 до 0,68, между весами в 6 и 18 месяцев от 0,68 до 0,78 (всюду показатели математически реальны). Такие высокие величины корреляций дают возможность

ускорять оценку животных в отношении мясных качеств по их показателям в более ранних возрастах. Этим самым ускоряется, например, суммарная оценка наследственных задатков мясности производителей по данным развития их потомства в ранних возрастах<sup>1</sup>.

4. Матери наших опытных телят были в возрасте не ниже 5 лет; таким образом, влияние на вес новорожденных телят возраста матерей можно здесь считать исключенным. Поэтому высчитанные нами коэффициенты корреляции между весом матерей и весом телят при рождении ( $r = 0,30 \div 0,42$ ) следует считать отражением существующих здесь генетических связей. Между весом матерей и весом дочерей в 18-месячном возрасте величины коэффициентов корреляции равны 0,30 и 0,50 или иными словами средний вес к этому времени дочерей, родившихся от матерей вышесреднего веса, отличается от среднего веса телок, родившихся от нижесредних по весу матерей, на 12—20 кг. Таким образом, высокая корреляция между фенотипом и генотипом в отношении живого веса требует более рационального отношения к вопросам массового отбора и бонитировки во всей системе селекционной работы с крупным рогатым скотом.

Институт генетики  
Академия Наук СССР,  
Москва.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Боголюбова Г., Живой вес и прирост у ягнят от скрещивания мериносовых баранов с валахскими матками, Сборник „Генетика овец“, Москва, 1932.
2. Бюллетень Аскания-Нова, № 2.
3. Васильев С., Выращивание герефордского молодняка. Сборник „Герефордский скот и его методы в СССР“. Москва, 1936.
4. Волкопьялов, Лус и Шульженко, Породы, генетика и селекция свиней Москва — Ленинград, 1934.
5. Галибин С. В., Пшеничный П. Д., Смердов А. Г., Влияние различного кормления стельных коров на молочную продуктивность и развитие приплода. Техника молочно-мясного скотоводства, № 48 и 49, 1934, Оренб. н.-и. институт).
6. Гаркави О. В., Основы селекции молочного скота, Сборник „Племенное дело“, Москва, 1928.
7. Gowen, On the genetic contribution of Jersey cattle as influenced by inheritance and environment, Genetics, № 5, 1933.
8. Давыдов С. Г., Изменчивость характера лактационной кривой у ярославского скота, Сборник „Разведение и селекция с.-х. животных“, Москва, 1933.
9. Диомидов А. и Жиркович Е., Разведение и породы крупного рогатого скота, Москва, 1934.

<sup>1</sup> Во время печатания этой статьи появилась интересная работа Давыдова, Пембск и Федотовой, установившая, что живой вес телят при рождении положительно коррелирует не только с их весом во вз. ослом состоянии, но также и с молочностью. Произведенная далее авторами оценка наследственных качеств нескольких быков красной немецкой и красной датской пород по весу их телят при рождении совпало с оценкой этих же быков по удоям их дочерей (сборник трудов Ленинградской ВКСХИ им. Кирова, 1936 г.).



10. Елпатьевский Д. В., Молочная продуктивность коров, Москва, 1933.
11. Елпатьевский Д. В., Разведение овец, Москва, 1932.
12. Замятин Н. М., Пол, плодородие и живой вес новорожденных телят, Семипалатинск, 1930.
13. Замятин Н. М., К вопросу о признаках молочности, Вестник животноводства, № 12, 1929.
14. Иванова О. А., Величина эритроцитов у крупного рогатого скота, Биологический журн., том IX, вып. 4—5, 1933.
15. Карпов А. С., Оплодотворяемость, молочная продуктивность коров и развитие молодняка в зависимости от сезона отела (рукопись, Оренб. н.и. ин-т).
16. Краснокутская А. И., О применении гистологического метода в селекционной работе, Сборник „Разведение и селекция с.-х. животных“, 1933.
17. Кушнер Х. Ф., О значении живого веса телят при рождении для селекционных целей. Техника молочно-мясного скотоводства, № 55, 1935 (Оренб. н.-и. ин-т).
18. Кафедра генетики и разведения Ленинградского зоотехнического института, „План селекционной работы с серым украинским скотом“ (рукопись 1934).
19. Кондырев Л. В., Одна из возможных причин дегенерации пород, Сборник „Племенное дело“, Москва, 1928.
20. Линченко В. И., Ускоренная оценка наследственных качеств быков-производителей по потомству. Проблемы животноводства, № 3, 1935.
21. Лютиков К. М., Испытание быков, Сборник „Методы испытания производителей с.-х. животных“, Москва, 1935.
22. Меньшов Б. Г., Живой вес при рождении как признак селекции. Проблемы животноводства, № 9, 1935.
23. Назаренко И. И., и Шпет Г. И., Генотипические основы роста животных, Сборник „Рост животных“, Ленинград — Москва, 1935.
24. Пелехов Н. Н., О весе новорожденных телят, Вологда, 1925.
25. Подобя Ю. Ю., Біологічна оцінка молочної продуктивності великої рогатої худоби, Соціалістичне товариство, № 8, 1934.
26. Тавилдарова, О весе новорожденных телят, 1927.
27. Тавилдарова, К методике оценки мясных быков при испытании, Проблемы животноводства, № 4, 1933.
28. Урбанович, Прирост живого веса молодняка, Техника мясо-молочного скотоводства, № 27, 1933 (Оренб. н.-и. ин-т).
29. Уман Ю., Живой вес при рождении как фактор селекции крупного рогатого скота, Проблемы животноводства, № 5, 1933.
30. Удольский Д. М., Рост и развитие молодняка местного сибирского скота, Омск, 1929.
31. Эклиз, Молочное скотоводство, Москва — Ленинград, 1931.
32. Zeller T., Some practical results of swine investigations, The swine world, № 6—7, 1933.

## H. KUSHNER. SELECTIONAL SIGNIFICANCE OF WEIGHT OF CALVES AT BIRTH AND FACTORS CONDITIONING IT

### SUMMARY

1. The fundamental theoretical works on the growth of animals (Schmalhausen, Minot and others) attribute great significance to the initial weight of the foetus in the determination of the final weight of the animal. In practical work, the weight at birth may be accounted as the measure of initial mass within a homogeneous group of animals.

2. The majority of investigations carried out on various species of laboratory and farm animals in the matter of the relation between weight at birth and the weight at subsequent ages have indeed revealed a high coefficient of correlation. Furthermore, the correlation is closer under normal, sufficiently abundant feeding than under conditions of underfeeding, when the genotypical differences in respect to growth capabilities are considerably levelled out.

3. From experiments at the Orenburg Research Institute in the development of 141 specimens of Hereford half breeds and 117 specimens of local Kazakh-Kalmyk calves, we obtained coefficients of correlation between weight at birth and weight at 18-th month of from 0,43 to 0,68; between the weights at 6-th months and at 18-th months, the coefficients were from 0,68 to 0,78.

Such high correlation coefficients facilitate appraisal of animals with respect to meat producing capacities on the basis of their showings at earlier ages. Thus, for example, the estimation of hereditary elements of bulls is accelerated on the basis of development of their offspring at the early ages.

4. The mothers of the calves of our experiments were no less than 5 years old, so that the influence of the age of the mother on the weight of the newborn calf was practically excluded. Consequently, the coefficients of correlation between the weight of the mothers and that of the calves that we obtained ( $r$ —from 0,30 to 0,42) must be due to certain genetic relations existing here. The coefficient of correlation between the weight of mothers and that of 18 month old daughters was equal to from 0.30 to 0.50 or, in other words, the average weight of daughters born from mothers of higher than average weight differed from the average weight of calves born from mothers of less than average weight by 12 to 20 kg. Thus, the high correlation between phenotype and genotype in the matter of weight demands a revision of the questions of mass selection and grading in the whole system of selectional work with cattle.

И. И. СОКОЛОВСКАЯ

### ПРЕЦИПИТИНОВАЯ РЕАКЦИЯ В ГИБРИДИЗАЦИИ

#### 1. ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕЦИПИТИНОВОЙ РЕАКЦИИ У НЕКОТОРЫХ ПЛАСТИНЧАТОКЛЮВЫХ (*Lamellirostres*)

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым).

Подтверждена возможность применения преципитиновой реакции для проверки филогенетических отношений.

Установлено, что данные этой реакции в основном совпадают с данными систематики. Разбираются случаи несоответствия серологических и систематических данных.

Показана возможность использования преципитиновой реакции для гибридологического прогноза.

Обнаружено, что гибриды между кряковой и мускусной уткой дают промежуточную реакцию, а также, что они обладают некоторыми свойствами, которых нет у их родителей.

#### Введение

Хорошо известная еще со времен Крауса (Kraus R.) и широко используемая в медицине и криминологии, основанная на видовой специфичности белков, преципитиновая реакция в последнее время стала применяться для биологических исследований.

Впервые мысль о возможности такого применения этой реакции была выдвинута Уленгутом (Uhlenhuth P.).

Большую серию филогенетических исследований, пользуясь этим методом, произвел Нэтталл (Nuttall G.). Опыты его подтвердили видовую специфичность белков, причем было обнаружено, что данные преципитации в основном совпадают с данными систематики.

К такому выводу пришли также: Бойден (Boydén A.), который провел обширные исследования, главным образом, на сельскохозяйственных животных с целью установления родства по крови между различными таксономическими группами; Метц, построивший на основании данных преципитиновой реакции филогенетическое дерево растительного мира, Каннинг (Canning G.), установивший видовую специфичность у ряда эндопаразитов, и некоторые другие исследователи.

Все перечисленные авторы применяли обычный метод преципитиновой реакции, при котором не удается различать близко родственные группы. В связи с этим было предложено несколько методов для повышения специфичности антисыворотки. Фьюдживара (Fudjiwara), а вслед за ним Бородатова утверждают, что специфичность антисыворотки повышается при иммунизации коагулированным белком. Однако Розенберг Р. М. нашел, что повышение специфичности незначительно.

Больше проверен метод повышения специфичности антисыворотки путем осаждения части антител прибавлением к антисыворотке гетерологичного антигена. Работая таким методом, удалось обнаружить различия не только между видами и породами [Меркенс (J. Merkens), Вольф (S. Wolfe), Сазакис (K. Sasaki)], но даже между различными группами крови у человека (W. Boyd and L. Boyd).

Несколько особое положение занимает вопрос об исследовании преципитиновой реакции у различных гибридов, полученных в результате как межпородных, так и межвидовых и более отдаленных скрещиваний.

Все известные до сего времени исследования в этом направлении обнаруживают промежуточный характер реакции гибридов с исходными формами. К такому выводу пришел Ишихара (M. Ischihara and T. Misao) при исследовании гибридов рыб, Сазакис при исследовании гибридов уток и кур, Меркенс, исследовавший гибридов бантенга (*Bos banteng*) с зебу (*Bos indicus*).

Указанные работы, предпринятые, главным образом, с целью проверки филогенетических отношений, проводились различными методами. Так, Нэтталл использовал волюметрический метод, Каннинг (G. Canning) — гравиметрический метод, Боиден (A. Boyden) и большинство других пользовались методом кольцевых реакций как наиболее чувствительным.

В связи с проводимой нами работой по гибридизации птиц мы поставили себе задачей использовать метод преципитации для проверки филогенетических отношений между некоторыми птицами, которых мы предполагали вовлечь в скрещивания. Большой интерес с этой точки зрения представляет вопрос о возможности совпадения серологических и гибридологических показателей, что в случае положительного результата сильно облегчило бы работу гибридизатора в подборе пар для скрещивания. В нашу задачу входило также исследование преципитиновой реакции у полученных нами гибридов между мускусной и кряковой утками.

#### Материал и метод

Исследованию подверглись 13 видов птиц из зоопарка Аскании-Нова, принадлежащих к отряду пластинчатоклювых (*Lamellirostres*)



*Anatinae*: Кряковая утка (*Anas platyrhynchos* L.). Пеганка (*Tadorna tadorna* Flem.). Огарь (*Tadorna rutila* Boie). Нильский гусь (*Chenalopex aegyptiacus* Wag). Шилохвост (*Dafila acuta* Eupom). Свиязь (*Mareca penelope* Selby). Гибриды от мускусного самца и кряковой самки.

*Anserinae*: Гусь серый домашний (*Anser anser* Hartert). Белолобая казарка (*Anser albifrons* Bonn). Кигайский гусь домашний (*Cygnopsis cygnoides* Brandt). Магелланов гусь (*Chloephaga magellanicus* Brown).

*Cygninae*: Лебедь-кликун (*Cygnus musicus* Brehm).

Для реакции были использованы только сыворотки самцов, чтобы исключить возможное влияние пола на исход реакции.

Исключение составляет лишь сыворотка лебедя-кликун, которая была получена от не несущихся самок.

Перед взятием крови птицы голодали в течение 12—18 часов. Кровь бралась из крыловой вены, отстаивалась в течение суток при комнатной температуре, после чего сутки стояла в холодильнике. На следующий день сыворотка сливалась, центрифугировалась, разливалась в 5-см<sup>3</sup> ампулы и содержалась на льду.

Кровь бралась от нескольких особей одного и того же вида; после удаления сгустка сыворотки отдельных особей сливались, и полученная поливалентная сыворотка служила в качестве антигена.

Для выработки антител были употреблены кролики-самцы в возрасте от 8 мес. до 1 г. Антиген инъецировался в ушную вену трехкратно по 1 см<sup>3</sup> неразведенной сыворотки через трехдневные промежутки. Через 12—16 дней после последней инъекции кролики были обескровлены, причем до взятия крови они подвергались голоданию в течение 12 час. Обескровливание производилось через шейную артерию. На шее прорезалась кожа, на сонную артерию (*carotis*) накладывалась лигатура, артерия зажималась ближе к туловищу зажимом Реепа. Против тока крови в артерию вводилась стерильная инъекционная игла, соединенная резиновой трубкой со стерильной, смоченной физиологическим раствором пробиркой. Некоторые кролики не были обескровлены полностью, а после взятия 25-30 см<sup>3</sup> крови рана зашивалась, кролики получали инъекцию физиологического раствора в ушную вену и оставались в живых. Жизнедеятельность кроликов быстро восстанавливалась. После суточного отстаивания при комнатной температуре и последующего суточного стояния на льду сыворотка сливалась, центрифугировалась и запаивалась в стеклянные ампулы, которые хранились на льду.

В работе помещены результаты исследования следующих антисывороток:

1. Антигусиная сыворотка	Кролик № 1	Титр 1:18 000
2. " "	" № 2	" 1:16 000
3. " "	" № 5	" 1:16 000
4. Антикряковая сыворотка	" № 6	" 1:32 000
5. " "	" № 8	" 1:32 000
6. " "	" № 9	" 1:16 000
7. Антимускусная	" № 12	" 1:38 000
8. " "	" № 18	" 1:16 000
9. Антиогарина	" № 19	" 1:32 000
10. " "	" № 25	" 1:16 000
11. Антипеганочья	" № 29	" 1:16 000
12. Антинильская (гусь)	" № 32	" 1:16 000
13. Антигибридная сыворотка (мускусный самец × кряко- вая самка)	" № 34	" 1:16 000

Исследование проводилось методом кольцевых реакций в узких, маленьких, с оттянутым конусообразным дном, градуированных преципитиновых пробирках, одновременно производилось исследование различных антигенов в одном титре. Антисыворотка осторожно подслаивалась при помощи стерильной пастеровской пипетки под разведенный антиген. Появление ясного кольца на границе антигена и антисыворотки отмечалось знаком !. Наблюдения за проявлением кольца проводились через определенные промежутки времени.

Были употреблены как обычно применяемые необработанные предварительно антисыворотки, так и антисыворотки, осажденные гетерологичным антигеном.

Осажденные антисыворотки изготовлялись путем прибавления к антисывороткам одного и того же гетерологичного антигена в равных количествах по отношению к объему антисыворотки.

При употреблении предварительно необработанных антисывороток наблюдение за появлением кольца проводилось через каждые 10—20 мин. в течение часа в шести различных разведениях антигенов.

В случае же применения осажденных антисывороток наблюдения проводились каждые 5 мин., причем исследованию подвергались 2—3 разведения антигена. Большинство опытов было повторено 2—3 раза.

Антисыворотка с прибавленным антигеном оставлялась на 12 час. при комнатной температуре, и после выпадения обильного осадка, отстаивания в течение нескольких часов на леднике и центрифугирования поверхностная жидкость сливалась и использовалась для исследования.

Во всех опытах в качестве контроля были употреблены пробирка с физиологическим раствором и пробирка с нормальной сывороткой.

О методике работы. В нашей работе, как и в большинстве работ, ставящих своей задачей исследование филогенетических отношений серологическим методом, мы применяли метод кольцевых реак-

ций, который особенно рекомендуется Бойденом как весьма чувствительный.

В связи с тем, что, применяя обычные методы исследования этих антисывороток, нам не удалось достаточно дифференцировать некоторые изучаемые виды, нами была применена предварительная обработка антисывороток прибавлением к ним гетерологичного антигена. Исследования ряда авторов показали, что таким путем можно значительно повысить специфичность антисывороток (Меркенс, Вольф, Сасаки). Другие методы повышения специфичности антисыворотки недостаточно проверены (Фудживара).

Нижегородцев предложил осаждение гетероантител производить *in vivo*, вводя иммунизированному кролику гетерологичный антиген перед обескровливанием. Этот последний метод по существу не отличается от метода осаждения *in vitro*, но неудобен с той точки зрения, что не дает возможности учесть соотношения между количеством антисыворотки и взятого для осаждения антигена, а также лишает возможности использовать одну и ту же сыворотку для осаждения различными антигенами.

Для осаждения всех исследованных антисывороток нами был применен один и тот же гетерологичный антиген (индюшья сыворотка).

При выборе антигена для осаждения мы руководились следующими соображениями. Так как при осаждении из антисыворотки удаляются антитела прибавляемой субстанции, то, чтобы повысить специфичность исследованных антисывороток, необходимо осадить из них одни и те же антитела. Следовательно, должен быть взят антиген, достаточно удаленный от исследуемых форм, тогда он будет приблизительно равно удален от каждой из них. В качестве такого антигена нами была взята сыворотка птицы, принадлежащей к другому отряду.

При исследовании учитывался конечный титр и время.

Так как осажденные антисыворотки оказывались очень слабыми, что лишало возможности применять сильное разведение, нами был испробован метод учета скорости реакции различных гетерологичных антигенов в одном титре.

Обычно в судебной медицине реакции, происходящие после 10 мин., считаются неспецифичными и не учитываются. Однако Вольф показал, что в течение одного часа реакции сохраняют специфичность, но после этого периода специфичность теряется, и реакции, происходящие в течение второго часа от начала подслаивания антигена, не рекомендуется принимать во внимание. На этом основании мы учитывали скорость реакции лишь в течение одного часа.

Повторные исследования различных антисывороток дали приблизительно одинаковый результат, с незначительными отклонениями. Реципрокные значения также почти полностью совпали.

Таким образом оказалось, что для исследования видовой специ-

Таблица 13

Две антикряковых сыворотки

Кролик № 6. Титр 1:32 000									Кролик № 8. Титр 1: 20 000									Время наблюдения
Антиген  Титр	Кряква	Мускусная	Шилохвость	Свиязь	Огарь	Пеганка	Гусь серый	Чайка	Кряква	Мускусная	Шилохвость	Свиязь	Огарь	Пеганка	Гусь	Чайка		
2000	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+			10 мин.	
3000	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+				
4000	+	+	+						+	+	+	+						
6000																		
8000																		
2000	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+		30 мин.	
3000	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+			
4000	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+				
6000	+			+					+									
8000	+								+									
2000	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	60 мин.	
3000	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+			
4000	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+			
6000	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+				
8000	+	+							+	+		+						

фичности методом преципитиновых реакций вполне применим учет по скорости реакции в одном титре (при наличии контрольных повторных и реципрокных реакций и при условии, что время наблюдения не превышает одного часа) — при одинаковом титре сывороток до осаждения.

Родство по крови

Исследования родственных отношений по крови среди некоторых пластинчатоклювых, произведенные обычным методом (на неосаженных антисыворотках), дали следующий результат, представленный в табл. 1—4.

В табл. 1 представлены результаты исследований двух антикряковых сывороток, имеющих одинаковый титр. Обе антисыворотки дают приблизительно одинаковый результат, показывая, что различные утки реагируют с антикряковой сывороткой почти в равной степени, что не дает возможности дифференцировать их по отношению к крякве. Гомологичный антиген во всех случаях реагирует лучше, чем гетерологичные. Значительно хуже реагирует гусиная сыворотка, которая



за 10 мин. не дала кольца ни в одном титре. Совсем плохо реагирует сыворотка черноголовой чайки, которая дает реакцию только через час и то лишь в разведении на 2000. В контроле (физиологический раствор и нормальная сыворотка) кольцо не появилось.

Таблица 2

Антимускусная сыворотка. Титр. 1:38'400. Кролик 12

Антиген Титр	Мускусная утка	Кряква	Нильский гусь	Пега ка	Огарь	Нырок	Гусь серый	Лебедь-кликун	Магеланов гусь	Индок	Время наблюдения
3 200	+	+	+	+	+						10 мин.
4 800	+	+	+	+	+						
6 400	+										
9 600											
3 200	+	+	+	+	+	+	+	+	+		20 мин.
4 800	+	+	+	+	+	+	+	+			
6 400	+	+	+	+	+		+	+			
9 600	+	+	+								
3 200	+	+	+	+	+	+	+	+	+		30 мин.
4 800	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
6 400	+	+	+	+	+	+	+	+			
9 600	+	+	+	+	+	+	+				
3 200	+	+	+	+	+	+	+	+	+		40 мин.
4 800	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
6 400	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
9 600	+	+	+	+	+	+	+	+			
3 200	+	+	+	+	+	+	+	+	+		60 мин.
4 800	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
6 400	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
9 600	+	+	+	+	+	+	+	+	+		

Табл. 2 представляет собою данные по исследованию антимускусной сыворотки по отношению к тем же видам птиц, которые приведены в табл. 1. Обнаруживается разница между сывороткой мускусной утки и гусяной, мускусной и лебединой. В течение 10 мин. эти сыворотки не дают кольца ни при одном из употребленных разведений. Еще бо́льшая разница обнаруживается по отношению к индюку (другой отряд).

Таблица 3

Антиогариная сыворотка. Кролик № 19. Титр 1:32 000

Антиген Титр	Огарь	Пеганка	Мускусная	Гусья	Гусь серый	Лебедь-кликун	Чайка	Время наблюдения
1 000	+	+	+	+	+	+		20 мин.
2 000	+	+	+	+	+			
4 000	+	+	+	+				
8 000	+							
16 000								
1 000	+	+	+	+	+	+	+	40 мин.
2 000	+	+	+	+	+	+		
4 000	+	+	+	+	+	+		
8 000	+	+	+	+	+	+		
16 000	+	+	+	+				
1 000	+	+	+	+	+	+	+	60 мин.
2 000	+	+	+	+	+	+		
4 000	+	+	+	+	+	+		
8 000	+	+	+	+	+	+		
16 000	+	+	+	+	+	+		

В табл. 3 представлены результаты исследования антиогариной сыворотки. Как и при исследовании предыдущих антисывороток, оказывается, что сыворотки всех исследованных видов уток реагируют хуже, чем гомологичная, но все они дают реакцию в одном и том же титре. Плохо реагируют гусиная и лебединая сыворотки, еще хуже сыворотка чайки.

В табл. 4 приведены результаты исследования двух антигусиных сывороток. Исследование их показало, что гусиная сыворотка и сыворотка белолобой казарки почти не отличимы. Хорошо реагирует с антигусиной сывороткой лебединый антиген. Значительно хуже дают реакцию утиные сыворотки. Только через 60 мин. и только в разведении на 4 000 дает кольцо куриная сыворотка.

Таким образом, используя непосредственно полученные от кроликов антисыворотки среднего титра (от 1:16 000 до 1:38 000), мы в наших опытах имели возможность установить резкую разницу между исследованными нами утками, с одной стороны, и индюком и чайкой, с другой. Точно так же обнаружена резкая разница между гусем, с одной

Таблица 4

2 антигусиных сыворотки. Титр 1:16 000

Антиген	Кролик № 1						Время наблюдения	Кролик 2				
	Гусь	Казарка	Лебедь	Кряква	Мускусная	Леггорн		Гусь	Казарка	Кряква	Леггорн	Чайка
Титр												
4 000	+						10 минут	+	+			
6 000												
8 000												
12 000												
4 000	+	+					20 минут	+	+			
6 000								+	+			
8 000												
12 000												
4 000	+		+	+	+		40 минут	+	+	+		
6 000	+		+	+	+			+	+	+		
8 000	+	+	+					+	+			
12 000	+		+					+				
4 000	+	+	+	+	+	+	60 минут					
6 000	+	+	+	+	+							
8 000	+		+	+	+							
12 000	+		+									

стороны, и петухом и чайкой, с другой стороны. Значительно меньше, но все же достаточно четко, отличается гусь от исследованных уток. Показания реципрокных исследований подтверждают это положение.

В то же время оказалось, что, применяя обычную методику преципитиновых исследований, нет возможности дифференцировать различных уток друг от друга. Не отличимы также гусь и белолобая казарка.

Полученный результат в основном совпадает с данными систематики, так как утки и гуси относятся к одному и тому же отряду пластинчатоклювых, индюк и курица — к отряду куриных, чайки — к отряду чаек.

Слабые родственные связи этих трех групп между собой подтверждаются данными наших опытов.

Употребленные антисыворотки оказались недостаточно специфичными для дифференциации различных видов уток. Для получения





В табл. 5 представлены результаты исследования антигусиной сыворотки, осажденной индюшиным антигеном. В этом исследовании, как и во всех последующих опытах с осажденными антисыворотками, наблюдение за появлением кольца проводилось каждые 5 минут в течение часа в одном титре (1:100).

Оказалось, что гусь серый и гусь китайский, которого некоторые производят от сухоноса (*Cygnopsis cygnoides*), дают совершенно гомологичные реакции; сыворотка белолобой казарки дает реакцию с гусем несколько хуже, и еще хуже реагирует сыворотка лебедя. Что касается уток, то сыворотка всех исследованных нами видов реагировала с гусиной антисывороткой почти одинаково, но значительно хуже, чем сыворотки казарки и лебедя. Очень плохо реагирует с антигусиной сывороткой сыворотка магеланового гуся. Совсем не дала реакции индюшиная сыворотка.

Таблица 6

Антикряковая сыворотка, осажденная индюшиным антигеном. Разведение 1:100. Титр до осаждения 1:16 000. Кролик № 9

Время наблюд. в 5-мин. интервалах \ Антиген	Кряква (хакки)	Мускусная утка	Шилохвост	Связь	Огарь	Пеганка	Нильский гусь	Серый гусь (ломаш.)	Белолобая казарка	Лебедь	Индок
1	+										
2		+									
3			+	+		+	+				
4					+						
5											
6									+		
7								+		+	
8											
9											
10											
11											
12											

В табл. 6 представлены результаты исследования антикряковой сыворотки, осажденной индюшиным антигеном. Из таблицы видно, что лучше всего, после сыворотки своего вида, реагирует сыворотка мускусной утки. Хуже, чем остальные исследованные утки, реагирует сыворотка огаря. Гусиная, лебединая и казарочья сыворотки реагируют почти одновременно, но значительно позже, чем все утиные. Индюшиная сыворотка не реагирует вовсе.

Таблица 7

Антимускусная сыворотка, осажденная индюшиным антигеном. Разведение 1:100.

Титр до осаждения 1:16 000. Кролик № 18

Время наблюд. в 5-мин. интервалах	Антиген	Мускусная утка	Индюший гусь	Огарь	Кряква (хаки)	Пеганка	Шилохвость	Гусь	Казарка	Лебедь	Индюк
1		+									
2			+								
3				+	+						
4						+					
5											
6							+				
7											
8										+	
9								+			
10									+		
11											
12											

Табл. 7 показывает, что хуже других уток с антимускусной сывороткой реагируют антигены пеганки и шилохвоста. Гусь, казарка и лебедь реагируют с антимускусной сывороткой одинаково плохо, почти все в одно время. С индюшиной сывороткой реакция не происходит.

Таблица 8

Антипеганочья сыворотка, осажденная индюшиным антигеном.  
Разведение 1:100. Титр до осаждения 1:16 000. Кролик №29

Время наблюд. в 5-мин. интервалах	Антиген									
	Пеганка	Нильский гусь	Огарь	Мускусная утка	Кряква (хаки)	Шилохвость	Связь	Гусь	Белолобая казарка	Индюк
1	+	+	+							
2										
3				+	+	+	+			
4										
5										
6										
7								+		
8									+	
9										
10										
11										
12										

Исследование антипеганочьей сыворотки показывает, что лучше всего идет реакция с нильским гусем и огарем. Плохо, как и в случае предыдущих антиутиных сывороток, идет реакция с гусем. Совсем отсутствует реакция с индюшиной сывороткой (табл. 8).

Антиогарина сыворотка дает близкую к гомологичной реакцию с пеганкой, нильским гусем и мускусной уткой. Значительно хуже эта антисыворотка реагирует с сыворотками кряквы, шилохвоста, связи. С гусем и казаркой реакция идет плохо. Совсем отсутствует реакция с индюком (в течение часа) (табл. 9).

Исследование антинильской (гусь) сыворотки показало, что пеганка дает с ней гомологичную реакцию. Близкую к гомологичной реакции дают огарь и мускусная утка. Хуже реагируют с ней остальные исследуемые.

Таблица 9

Антиогариная сыворотка, осажденная индюшиным антигеном.  
Разведение 1:100. Титр до осаждения 1:16 000. Кролик № 25

Время наблюд. в 5-мин. интервалах	Антигэн	Огарь	Пеганка	Нильский гусь	Муск	Кряква	Шилохвость	Свиязь	Гусь	Казарка	Индюк
1		+									
2			+	+	+						
3											
4						+					
5											
6								+			
7							+				
8											
9											
10									+		
11											
12										+	

дованные утиные сыворотки. Очень плохо идет реакция с гусиной и совсем не идет с индюшиной сывороткой (табл. 10).

В табл. 11 сведены результаты всех реципрокных исследований шести осажденных антисывороток. Из таблицы видно, что реципрокные значения реакций в большинстве случаев совпадают. Те же результаты представлены на фиг. 1.

В табл. 12 и 13 (стр. 481) приведены результаты исследования реакций осажденных антимускусной и антикряковой сывороток по отношению к сыворотке гибрида между этими видами. Как видно из таблиц, реакция гибрида оказалась промежуточной.

В табл. 14 (стр. 482) представлены результаты исследования антисыворотки гибрида между мускусной и домашней уткой, осажденной



Таблица 10

Антинильская (гусь) сыворотка, осажденная индюшиным антигеном.  
Разведение 1:100. Титр до осаждения 1:16 000. Кролик №32

Антиген Время наблюд. в 5-мин. интервалах	Нильский гусь	Пеганка	Огарь	Мускусная утка	Кряква (хаки)	Шилохвость	Связзь	Гусь	Индюк
1	+	+							
2			+	+					
3					+				
4						+	+		
5									
6									
7								+	
8									
9									
10									
11									

индюшиным антигеном. Сыворотки обеих исходных форм реагировали с этой антисывороткой почти одновременно. Что касается сывороток остальных исследованных птиц, то все они реагировали с антигибридной сывороткой очень плохо. При исследовании всех остальных утиных сывороток нам ни разу не приходилось наблюдать такого явления. Подобное поведение всех исследованных утиных антигенов по отношению к антигибридной сыворотке заставило нас предположить, что сыворотка гибрида обладает новыми свойствами, отличными от свойств сывороток обеих исходных форм. Если это предположение верно, то в таком случае гибридная антисыворотка, осажденная сывороткой мускусной утки, раньше должна давать реакции с гомологичной (гибридной) сывороткой, а затем уже с кряковой. Если же сыворотка гибрида не обладает новыми свойствами, то такая антисыворотка должна реагировать с гомологичной и кряковой сыворотками одновременно.

Таблица 11 (сводная)

## Реципрокные исследования антисывороток

Сыворотка	Антиген	Время набл. в 5-мин. интер.	Антисыворотка	Антиген	Время набл. в 5-мин. интер.
Антиогариная	Пеганка . . . . .	2	антипеганочная антинильская (гусь) антимускусная антикряковая антигусиная	огарь	1
	Нильский гусь . . . . .	2		огарь	2
	Мускусная утка . . . . .	2		огарь	3
	Кряква . . . . .	4		огарь	4
	Гусь (серый) . . . . .	10		огарь	8
	Казарка белолобая . . . . .	12			
	Нырок красноносый . . . . .	3			
	Связь . . . . .	6			
Антипеганочья	Шилохвост . . . . .	7	антинильская (гусь) антимускусная антикряковая антигусиная	пеганка	1
	Нильский гусь . . . . .	1		пеганка	4
	Мускусная утка . . . . .	3		пеганка	3
	Кряква . . . . .	3		пеганка	7
	Гусь (серый) . . . . .	7			
	Казарка белолобая . . . . .	8			
	Связь . . . . .	4			
	Шилохвост . . . . .	4			
Антинильская (гусь)	Мускусная утка . . . . .	2	антимускусная антикряковая антигусиная	нильский гусь	2
	Кряква . . . . .	3		нильский гусь	3
	Гусь (серый) . . . . .	7		нильский гусь	6
	Связь . . . . .	4			
	Шилохвост . . . . .	4			
Антимускусная	Кряква . . . . .	3	антикряковая антигусиная	мускусная	3
	Гусь (серый) . . . . .	9		мускусная	7
	Казарка белолобая . . . . .	10			
	Нырок . . . . .	4			
	Шилохвост . . . . .	6			
	Лебедь-кликун . . . . .	8			
Антикряковая	Гусь (серый) . . . . .	7	антигусиная	кряква	8
	Казарка белолобая . . . . .	6			
	Связь . . . . .	3			
	Шилохвост . . . . .	3			
	Лебедь-кликун . . . . .	7			
Антигусиная	Казарка белолобая . . . . .	2			
	Магелланов гусь . . . . .	6			
	Лебедь-кликун . . . . .	3			
	Китайский гусь . . . . .	1			

Таблица 12

Антимускусная сыворотка,  
осажденная индюшиным антигеном.  
Разведение 1:100. Титр 1:16 000

Антиген Время набл. в 5-мин инт.	Мускусная утка	Кряква (хаки)	Гибрид Saitanas
1	+		
2			+
3		+	
Разведение 1:200			
1	+		
2			+
3			
4		+	

Таблица 13

Антикряковая сыворотка,  
осажденная гусиным антигеном.  
Разведение 1:50. Титр 1:16 000

Антиген Время набл. в 5-мин. инт.	Кряква (хаки)	Мускусная утка	Гибрид Saitanas
1	+		
2			+
3		+	
Разведение 1:50 (повторение опыта)			
1	+		
2			+
3		+	

Данные табл. 15 подтверждают наше предположение о том, что в крови гибрида мы имеем новые свойства, которыми не обладают родители.

### Обсуждение результатов

О родстве по крови. Проведенные нами исследования родства по крови птиц методом преципитиновой реакции подтверждают, что этот метод может быть широко использован при филогенетических исследованиях. Это положение согласуется с данными ряда авторов, проводивших опыты на животных и растительных объектах (Нэттал, Бойден, Вольф, Сазаки и др.).

В основном полученные нами данные находятся в соответствии с данными систематики. Полное совпадение получается для тех видов, которые принадлежат к отдаленным таксономическим группам. Так например, совершенно четко и в полном согласии с систематикой обнаруживается разница между утками и гусями (различные подсемейства), еще большая — между пластинчатоклювыми и куриными (различные отряды).

В ряде случаев, когда мнения систематиков относительно принадлежности данной формы к той или иной систематической категории расходятся, серологический метод может служить одним из критериев





Таблица 15

Антигибридная (♂ мускусный × ♀ Anas) сыворотка, осажденная кровавым антигеном

Разведение 1:25. Титр до осаждения 1:16 000. Кролик № 34

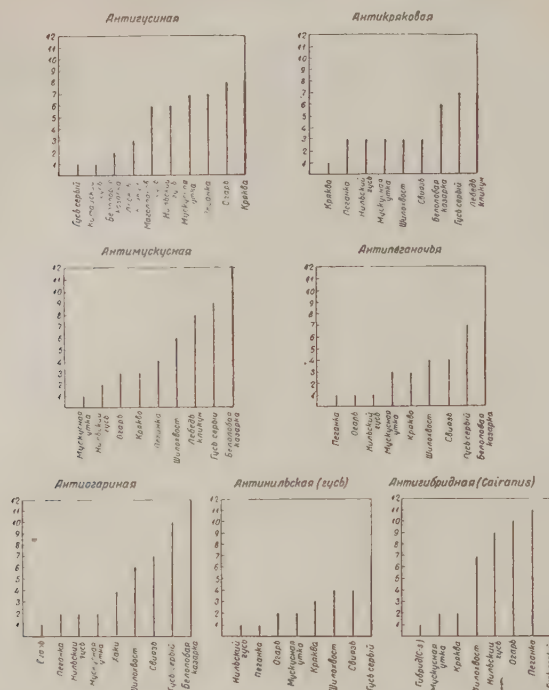
Время набл. в 5-мин. интервалах	Антиген	Гибрид ♂ мускусный × кровавая	Мускусная утка	Кровавая утка	Время набл. в 5-мин. интервалах	Антиген	Гибрид ♂ мускусный × кровавая	Мускусная утка	Кровавая утка
1		+			1		+		
2					2				
3					3				
4					4			+	
5			+		5				
6					6				
7					7				+
8				+	8				
9					9				

для определения положения ее в системе. Одним из таких случаев является пример с мускусной уткой. Положение этой утки в системе весьма неопределенное. Шарп (Sharpe), Сальвадори (Salvadori) и ряд других систематиков относят ее к подсемейству Anatinae, некоторые систематики считают, что этот вид относится к подсемейству Plectropterinae и, наконец, некоторые (Бутурлин С. А.) считают необходимым выделить эту утку в отдельное подсемейство (Cairininae).

Основные признаки, по которым эта утка выделяется последним автором в отдельное подсемейство, таковы: широкий ноготок клюва, наличие хохла из перьев на затылке, отсутствие у селезня расширения трахей.

Данные наших серологических исследований ясно показывают, что мускусная утка стоит в близких родственных отношениях с кровавой уткой. За это говорит и тот факт, что мускусная утка хорошо скрещивается с кровавой, давая повсеместно распространенных гибридов. Эти гибриды встречаются так часто, что неоднократно описывались, как особый вид [Шинц (Schinz), Сели (Selys) 1842, Шлегель (Schlegel) 1844].

Чрезвычайно показательно также то, что окраска пуха утят мус-



Сводная диаграмма антисывороток (время появления кольца в 5-минутных интервалах)

кусной утки очень сходна с таковой у кряквы (интенсивная окраска пуха на спине, светлое брюшко, четыре светлых пятна на спинке), факт, указывающий на близость этих видов.

Что касается ссылки на отсутствие расширения трахеи у мускусных селезенок, то эти данные не совсем верны. Туптрапит у мускусной утки хорошо развит, хотя имеет несколько иное строение, чем у кряквы [Поль (Н. Poll), И. Соколовская].

Таким образом мы обладаем существенными доказательствами (серологическими, гибридологическими и морфологическими), говорящими в пользу близкого родства между мускусной и кряквой утками. Поэтому мы считаем, что выделение мускусной утки из подсемейства *Anatinae* и причисление ее к подсемейству *Plectopterinae*, а тем более выделение ее в отдельное подсемейство *Cairininae* явно искусственно и не отвечает филогенетическим отношениям. Мы целиком присоединяемся к мнению тех систематиков, которые причисляют мускусную утку к подсемейству *Anatinae*.

Другой пример представляет нильский гусь (*Chenalopex aegyptiacus*). Полученные нами данные целиком подтверждают мнение тех систематиков, которые относят нильского гуся к подсемейству *Anatinae*, так как сыворотка нильского гуся хорошо реагирует почти со всеми исследованными нами утками и несравненно хуже дает реакцию с гусем.

Следовательно, можно думать, что нет достаточных оснований причислять нильского гуся к *Anserinae*, как это делает Райхенов (Reichenow).

Особого внимания заслуживает тот факт, что в большинстве случаев серологические данные совпадают с данными гибридологическими. Между видами, которые оказались близкими по крови, известны случаи получения гибридов. Таковы следующие пары: гусь — лебедь, нильский гусь — пеганка, нильский гусь — мускусная утка, серый гусь — китайский гусь (повсеместно получают), мускусная утка — кряковая утка, серый гусь — белолобая казарка и др., не говоря уже о более близких видах уток.

Наоборот, те виды, сыворотки которых плохо реагируют между собой, не дают гибридов (по крайней мере, нет зарегистрированных наблюдений). Таковы следующие пары: кряква — серый гусь, огарь — шилохвость, мускусная утка — шилохвость, лебедь — кряква, и т. д. На совпадение серологических и гибридологических показателей указывает также Сазаки, работавший с крупным рогатым скотом. Этот вывод представляет большой интерес для гибридизаторов, которые весьма часто вынуждены подходить эмпирически к подбору видов для межвидовых и более отдаленных скрещиваний.

Полученный нами материал, хотя и не слишком обширен, но общая закономерность в обсуждаемом отношении усматривается из него достаточно ясно. Мы в праве предполагать, что серологические реакции могут сыграть немалую роль при межвидовой гибридизации для разработки методов гибридологического прогноза.

О преципитиногенах гибридов. Исследованные нами гибриды между мускусной и кряковой утками дали промежуточную между исходными формами реакцию. Подобные же результаты были получены при исследовании гибридов между зебу и бантенгом (Меркенс), гибридов рыб (Ишихара), гибридов мускусной утки и белого бегуна (Сазаки, 1926) и межпорожних гибридов кур (Сазаки, 1935).

Таким образом, наши данные согласуются с данными указанных авторов.

При исследовании антигибридной сыворотки, по отношению к сывороткам других видов мы обнаружили, что реакция этой антисыворотки со всеми исследованными утками, кроме исходных видов, идет плохо, в то время как антигены большинства этих видов хорошо реагируют с антисыворотками и кряквы и мускусной утки.

Это заставляет нас предположить, что гибриды обладают в исследуемом отношении новыми свойствами, которых нет у исходных форм и которые, по всей вероятности, искажают нормальный ход реакции.

Проверка этого предположения на гибридной антисыворотке, осажденной сывороткой одной из исходных форм (кряквы), подтвердила справедливость высказанного нами предположения, так как оказалось,

что обработанная таким путем антисыворотка скорее реагировала с гомологичной сывороткой, чем с сывороткой одного из родителей.

Если бы гибридная антисыворотка не обладала никакими новыми свойствами, то, осажденная кряковой сывороткой, она должна была бы реагировать одновременно с гомологичной сывороткой и с сывороткой второго родителя.

Таким образом наши данные дают основания предполагать, что в крови гибрида мы имеем появление новых свойств, не присущих родителям.

### Выводы

1. Преципитиновая реакция пригодна для филогенетических исследований. Данные ее в основном совпадают с данными систематики.

2. Полученные результаты позволяют предположить, что эта реакция может быть использована для целей гибридологического прогноза.

3. Данные серологических реакций, совпадающие с гибридологическими и некоторыми морфологическими данными, указывают, что:

а) нет достаточных оснований для выделения мускусной утки из подсемейства *Anatinae* и отнесения ее к подсемейству *Plectopterinae*, а тем более *Cairininae*;

б) домашний серый гусь и китайский по серологическим данным не могут быть отнесены к различным родам, так как дают гомологичные реакции, что согласуется с гибридологическими и морфологическими данными;

с) нильский гусь гораздо ближе стоит к уткам, чем к гусям.

4. Гибриды между мускусной и кряковой утками дают промежуточную между обоими родителями реакцию.

5. Данные реакции сывороток различных видов уток с антисывороткой гибрида между мускусной и кряковой утками показывают наличие в гибридной сыворотке некоторых новых свойств, которыми не обладает ни один из родителей.

6. Для исследования различий между близкими в таксономическом отношении единицами необходимо применять специфичные антисыворотки; достаточно эффективен метод осаждения части субстанции антисыворотки прибавлением гетерологичного антигена.

7. Для осаждения антител, с целью повышения специфичности антисывороток, следует применять сыворотку достаточно далекого вида, равно удаленного от всех исследуемых форм.

8. Для исследования видовой специфичности вполне пригоден метод учета скорости реакции различных антигенов в одном титре в течение часа с 5-минутными интервалами.

Пользуясь случаем, выражаю глубокую благодарность руководителю отдела проф. Я. Я. Лусу, проф. А. С. Серебровскому и тов. Н. О. Шапиро за ряд ценных указаний и товарищескую помощь.



## ЛИТЕРАТУРА

1. Boje, Isis, p. 364, 1882.
2. Boyd W. and Boyd L., Group specificity of dried muscle and saliva, The Journal of Immunology, 26, № 6, 489—494, 1934.
3. Boyd W. and Boyd L., An attempt to determine the blood groups of mummies, Proceedings of the Society for experimental Biology and Medicine, 31, 671—672, 1934.
4. Boyden A. A., The precipitin reaction in the study of animal relationships, Biol. Bull., 50, 73, 1926.
5. Boyden A. A., Precipitin tests as a basis for a quantitative phylogeny, Proceedings Soc. Exper. Biol. and Medic., 29, 955, 1932.
6. Boyden A. A., The precipitins and phylogeny in animals, Americ. Natur., LXVIII, № 719, 516—535, 1934.
7. Boyden A. A. and Noble G. K., The Relationships of some Common Amphibia as Determined by Serological Study, 1933.
8. Brandt, Bulletin Acad. Petersb., 1, 37, 1836.
9. Canning G. A., Precipitin reaction with various tissues of *Ascaris lumbricoides* and related Helminthes, Americ. Journ. Hygiene, 9, 207, 1929.
10. Elliot, Zoologist, 311, 1892.
11. Eyton, A monograph of the Anatidae, London, 1838.
12. Fudjiwara, Ztschr. für gericht. Med., 1, H. 9, 1922.
13. Hartert, Kataloge Vogelsamml., 226, 1831.
14. Ishinara M. and Misao T., Serological study on the hybrid among carp, crucian and goldfish, Jap. Journ. Gen., 4, 147 (нар. по Казаки), 1929.
15. Kraus R., Über spezifische Reactionen in keimfreien Filtraten aus Cholera, Typhus and Fest bouillon Culturen, erzeugt durch homologes Serum, Wiener klin. Wochen., № 32, 73, 1897.
16. Leverkus, Über Farbenvarietäten bei Vögeln, 1890.
17. Merckens J., Die Abstammung des Java-Madurarinde (Zugleich eine Untersuchung über die Verwandtschaftbeziehungen von anderen Rinderassen Niederländ. Indiens nach der Präzipitationsmethode, ZS Tierzüchtung und Zücht. biol., 16, 361, 1929.
18. Nishegorodzeff K., Über die Beseitigung der sogenannten Neben- und Verwandtschaftsprecipitine im Blute immunisierten Tiere, Ztschr. f. Immunitätsforschung und Exper. Therapie, 66, H. 1—2, 276, 1930.
19. Nuttall G. H., Blood Immunity and Relationships, Cambridge, 1904.
20. Phillips J. C., A natural history of the ducks, London, 1924.
21. Poll H., Über Vogelmischlinge. Bericht über Internationalen Ornith. Kongress, Berlin, 1910.
22. Salvadori, Catalogue of the collection of birds of the British Museum, London, 1895.
23. Sasaki K., Serobiologische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse unter einigen Wasserflügel, Jap. Journ. Zootechn. Sci., 2, 1926.
24. Sasaki K., Serological test for the blood relationship of some Bovines, Ztschr. f. Zücht. Reiche, XXIX, H. 2, 287, 1924.
25. Sasaki K., Precipitation test for a hybrid between Japanese Longtailed fowl, Ztschr. f. Zücht. Reiche, XXXII, H. I, 95—108, 1935.
26. Slater, Proceedings of the Sool. Society, 14 January, 1890.
27. Selby, Illustrations of British ornithology, 11, 326, 1833.
28. Sharpe R. C., Review of recent attempts to classify birds, Intern. Ornithol. Congress in Budapest, 1891.
29. Shin, Europäische Fauna, I, 421, 1830.
30. Uhlenhuth P., Eine Methode zur Untersuchung der verschiedenen Blutarten im besondern zum differenzialdiagnostischen Nachweise des Menschen Bluts, 1901.

31. Wolfe S., Identification of blood serum by precipitin reaction, *Proceedings Soc. Exp. Biol. and Med.*, **17**, 146, 1929.
32. Wolfe S., Factors which may modify precipitin tests in their application to Zoology and Medicine, *Physiological Zoology*, **6**, 55, 1933.
33. Бородатова П. С., Опыт получения преципитирующих сывороток по методу Fudjiwara, *Казанский мед.-журнал*, № 5-6, 545—556, 1930.
34. Бутурлин С., Птицы СССР, ч. II, 1935.
35. Розенберг Р. Н., Сравнительные результаты получения преципитирующих сывороток по методам Fudjiwara и Uhlenhuth'a, *Архив криминологии*, № 2—3, 344—356, 1927.
36. Соколовская И. И., Сцепленные с полом признаки у гибридов между мускусной и кряковой утками, *Зоолог. журнал* XIV, вып. 3, 481—495, 1935.

## I. I. SOKOLOVSKAIA. PRECIPITATION REACTION AND HYBRIDIZATION

### SUMMARY

In connection with the carrying out of our work on the hybridization of birds we set ourselves the problem of using the precipitation method for testing the phylogenetic relations between several birds which we included in our crosses.

The following antisera were investigated: *Anas platyrhynchos*, *Cairina moschata*, *Tadorna tadorna*, *Tadorna rutila*, *Chenalopex aegyptiacus*, *Cairanas* (hybrids between muscovy drake and common duck) and *Anser anser*.

The investigation was carried out by the method of the ring reaction.

We used antiserum as usually prepared as well as antiserum precipitated by an heterological antigen of a species sufficiently far removed from all the forms to be investigated.

In our investigation we used for this purpose the serum of Turkey male.

The experiments showed that:

1. The data of precipitation reaction, mostly, but not always coincided with the taxonomical relationship.

The data of precipitation reaction, which agree with the hybridization and some morphological data, show that there is no sufficient basis for removing the muscovy duck from the subfamily *Anatinae* and placing it in the subfamily *Plectropterinae* or the subfamily *Cairininae*.

The Nile geese is more closely related to the ducks, than to the geese which may be considered to be a proof of the fact that it belongs to the subfamily *Anatinae*.

The Chinese goose and the gray (common) goose give in all cases a completely homologous reaction. It permits us to assume that the Chinese goose should be placed in the genus *Anser* and not in the genus *Cygnopsis*.

2. The data obtained justify us in supposing that precipitation may be used in certain cases for the purpose of providing a prognosis for hybridization, as in most cases the serological data were found coincide with those of hybridization.

3. The hybrids between the muscovy and common ducks gives a precipitation reaction intermediate between those given by their parents. The investigation of the anti-serum of the hybrids shows the presence in the hybrid serum of some new properties which are not present in either of the parents.

---





А. А. ДАНИЛОВ

К ВОПРОСУ ОБ ОПРЕДЕЛЕНИИ НОРМ СОЛЕВЫХ ДАЧ  
ЖИВОТНЫМ

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

В статье изложен метод, позволяющий на основании анализа почечной деятельности делать заключения о характере кормового рациона по содержанию в нем поваренной соли и устанавливать, таким образом, оптимальный солевой режим.

В современной зоотехнической литературе неоднократно и достаточно убедительно подчеркивалось громадное значение изучения водно-солевого обмена у сельскохозяйственных животных для выработки рациональных основ кормления их в связи с ростом, продуктивностью, работоспособностью и разведением.

Несмотря на это, имеющийся в данное время фактический материал еще очень недостаточен для того, чтобы на действительно строго научных основах подойти к разрешению ряда возникших задач.

Несомненно, что известную роль в этом сыграло отсутствие точных, удобных и быстрых методов исследования, доступных даже мало оборудованным лабораториям.

Исходя из этого, представлялось интересным и важным сделать попытку подойти к разрешению некоторых вопросов, связанных с кормлением животных, воспользовавшись для этого методами современной физиологии. В первую очередь мы остановились на вопросе об определении норм солевых дач различным животным.

Эта задача для своего разрешения, естественно, требовала дифференцированного подхода к каждой отдельной соли; в частности, нужно было учесть, что пути выведения различных солей из организма различны: в то время как некоторые из них выделяются почти исключительно через почки, так что на долю кишечника остается едва 1% от всего их количества, покидающего организм (например, хлористый натрий у человека, собаки, свиньи и т. д.), другие экскретируются, главным образом, толстыми кишками и в очень незначительной степени выделяются с мочой (кальций, фосфор, железо).

При установлении нормы солевых дач различным животным исходят преимущественно: 1) из химического состава тела, 2) из минерального состава молока, на котором эти животные выращиваются в подсосном периоде, 3) из поедаемости солей *ad libitum*, 4) из соотношения между приходом солей с поглощаемым кормом и расходом их, т. е. выделением через различные органы (установление баланса). Наблюдения за состоянием здоровья, качественными и количественными изменениями продуктивности существенно помогают контролировать кормовой рацион с точки зрения его минерального состава.

Все эти методы, имеющие ряд положительных моментов, не могут быть признаны вполне обеспечивающими запросы быстрой научной разработки основ минерального кормления. В пользу этого утверждения говорят как соображения теоретического характера, так и те факты, которые встречаются в практике животноводства.

Учет химического состава тела животных для установления норм солевых дач дает только приблизительные ориентировочные данные, которые могут быть отчасти использованы с целью выяснить соотношение в рационе некоторых минеральных элементов, потребных организму. Вместе с тем необходимо учитывать, что химический состав тела колеблется у отдельных особей животных в зависимости от целого ряда причин; методика определения его весьма сложна.

Химический состав молока не может служить отправным исходным моментом для составления минерального рациона взрослого животного: с возрастом резко меняются условия существования и потребности организма, следовательно, должно меняться и обеспечение этих потребностей. Если учесть количество различных минеральных солей в граммах, получаемых ребенком с его пищей (молоко) и взрослым человеком, находящимся на смешанной диете, рассчитанное в обоих случаях на один килограмм веса, то можно отчетливо увидеть разницу, свидетельствующую о том, что в первом случае организм получает солей значительно меньше, чем во втором (за исключением кальция) (табл. 1).

Таблица 1

По Тиннгаузеру

Солевые дачи	Ребенок	Взрослый
Натрий . . . . .	25	100
Калий . . . . .	80	85
Кальций . . . . .	50	20
Магний . . . . .	7	10
Хлор . . . . .	80	150
Фосфор ( $\text{HPO}_4$ ) . . .	70	85

Поедаемость животным солей *ad libitum* также не может служить критерием для определения норм солевых дач. В этом случае приходится базироваться исключительно на инстинкте животного, между тем как требования, предъявляемые интересами животноводства, часто идут вразрез с этим инстинктом; во всяком случае они значительно шире, чем круг естественных запросов самого животного. Задача заключается в том, чтобы через ознакомление с физиологическими процессами животных научиться управлять их течением, и ведущим должен быть, конечно, человек, а не само животное.

Самым правильным точным методом установления норм солевых дач является определение баланса, т. е. прихода и расхода каждой отдельной соли. Идя этим путем, можно выяснить потребности организма и сопоставить их с качеством принятого рациона. Недостатком этого метода является его чрезвычайно большая сложность.

Как обстоит дело с нормами солевых дач в практике кормления?

Если просмотреть некоторые распространенные руководства по свиноводству и сопоставить между собой предлагаемые в них нормы дач хлористого натрия, то выявится следующее: в то время как одни авторы указывают, что на взрослое животное в сутки надо давать от 3 до 15 г (М. Г. Демуров и П. В. Татарина), другие устанавливают норму от 4 до 10 г или от 8 до 15 г (Потт, проф. Е. А. Богданов), третьи — от 3 до 10 г и даже 15 г (В. П. Никитин), четвертые — от 40 до 60 г (А. П. Редькин). Таким образом, мы встречаемся с чрезвычайно большим диапазоном колебаний, показывающим, что единой общепризнанной нормы по отношению к хлористому натрию еще нет. Между тем правильное снабжение животного этой солью имеет громадное значение: достаточно указать на работу Роземана (Rosemann), показавшего, что организм при потере 20% содержащихся в нем хлоридов не образует больше желудочного сока. Общеизвестно физиологическое значение хлористого натрия и по отношению к ряду других сторон функциональной деятельности животного.

На основании всего изложенного представлялось интересным использовать новейшие данные физиологии с целью выработать методы определения норм солевых дач различным животным в отдельные периоды их существования. Ориентировочные опыты в этом направлении и были поставлены сначала на собаках, потом на под-свинках<sup>1</sup>.

При оценке кормового рациона на содержание в нем хлоридов мы исходили из наблюдений над деятельностью почек подопытных животных, анализируя ее с точки зрения фильтрационно-реабсорбционной теории мочеобразования Кёшни (Cushny). Таким образом, индикатором,

<sup>1</sup> Опыты проведены при кафедре физиологии животных Ленинградского зоотехнического ин-та в 1934 г.; методика их была разработана в Физиол. отделении Государственного научного ин-та им. Лесгафта (зав. отдел. акад. И. А. Орбели).

показывающим, какое количество соли получает наше подопытное животное (достаточное, недостаточное или избыточное), был сам организм, работа его почек. Трудно согласиться с утверждением некоторых авторов, которые, говоря о минеральном питании животных, отмечают, что „взрослое животное просто не такой тонкий „реактив“, чтобы с помощью его можно было быстро открыть недочеты минерального состава полагающихся ему дач“ (Е. А. Богданов).

По теории Кёшши в гломерулах почек образуется громадное количество фильтрата, большая часть которого всасывается обратно при переходе его по извитым канальцам. Этот фильтрат по своему химическому составу близок к плазме: он содержит все вещества и в той же концентрации, что и плазма, за исключением тех, молекула которых больше пор капилляров гломерул (белок). Дальнейшая судьба выделившихся с фильтратом веществ неодинакова; одни из них нацело всасываются обратно в кровь и поэтому нормально отсутствуют в моче (сахар), другие — пороговые вещества — всасываются в большей или меньшей степени в зависимости от содержания их в организме, третьи — непороговые вещества — совсем не всасываются. К числу пороговых веществ относится большинство химических составных частей мочи, в том числе и хлористый натрий, к числу непороговых — креатинин, сульфаты, пигменты.

Эта теория была впоследствии несколько видоизменена Ребергом (Rehberg), который предложил прием количественного расчета, позволяющий оценить отдельные моменты деятельности почек и выяснить, в какой мере то или иное пороговое вещество удерживается организмом путем обратного всасывания. С помощью этого приема в ряде работ, выполненных в лаборатории Физиологического отделения Государственного научного института им. Лесгафта под руководством Л. А. Орбели, уже оценивались изменения почечной деятельности, наступающие после мышечной работы, после денервации почек, удаления надпочечников, введения различных веществ и т. д.

Для того, чтобы провести оценку почечной деятельности по Ребергу, необходимо иметь данные о содержании в плазме крови и в моче какого-либо непорогового вещества (удобнее всего взять для этого креатинин) и эти же данные для изучаемого порогового вещества (в данном случае — хлориды).

Кроме того, нужно рассчитать количество мочи, выделяющееся в течение одной минуты, собирая ее за строго определенный промежуток времени.

На основании полученных данных производится вычисление, концентрационного индекса по креатинину  $C$ , количества жидкости профильтровавшейся в гломерулах  $F$ , мочи  $U$  и жидкости, обратно реабсорбированной,  $R$ , в одну минуту, количества хлоридов, имевшихся в этом фильтрате,  $F_{cl}$ , моче  $U_{cl}$  и реабсорбированной жид-



кости  $R_{cl}$ . Зная количество реабсорбированных хлоридов и количество реабсорбированной жидкости, легко вычислить концентрацию хлоридов в этой последней ( $Cl_{R\%}$ ).

Количество фильтрата  $F$  можно вычислить, если предположить, что имеется какое-либо вещество  $A$ , находящееся в плазме в концентрации  $A_p\%$ , в моче — в концентрации  $A_u\%$ , профильтровывающееся через капилляры гломерул, содержащееся в фильтрате в той же концентрации, как и в плазме крови, и совершенно не всасывающееся обратно во время перехода фильтрата по извитым канальцам.

В этом случае очевидно:

$$\frac{F \times A_p\%}{100} = \frac{U \times A_u\%}{100}, \quad (1)$$

что после алгебраического преобразования дает:

$$F = \frac{A_u\%}{A_p\%} \times U. \quad (2)$$

Реберг-Лус, исходя из того, что креатинин  $Cr$  концентрируется почками до величины, не достигнутой никакими другими веществами (за исключением сульфатов), предположил, что именно это вещество и является веществом, совершенно не всасывающимся обратно во время перехода фильтрата по извитым канальцам.

В этом случае формула (2) может быть написана так:

$$F = \frac{Cr_u\%}{Cr_p\%} \times U. \quad (3)$$

Выражение  $\frac{Cr_u\%}{Cr_p\%}$  показывает, во сколько раз моча концентрированнее плазмы крови по содержанию в ней креатинина, и обозначается как индекс концентрации  $C$ .

Приведенная выше формула (3) может быть представлена так:

$$F = C \times U. \quad (4)$$

Количество реабсорбированной обратно жидкости, если обозначить его через  $R$ , будет равняться разности между фильтратом и количеством мочи:

$$R = F - U. \quad (5)$$

Для того, чтобы вычислить количество профильтровавшихся в одну минуту хлоридов  $F_{cl}$ , нужно умножить процентное содержание их в плазме, деленное на 100, на количество фильтрата, т. е.

$$F_{cl} = \frac{Cl_p\%}{100} \times F. \quad (6)$$

Произведение процентного содержания их в моче, деленного на 100, на количество мочи в одну минуту дает количество хлоридов, выделенное мочью за это же время:

$$U_{cl} = \frac{U_{cl\%}}{100} \times U. \quad (7)$$

Разность между профильтровавшимися хлоридами ( $F_{cl}$ ) и хлоридами, выделенными с мочью  $U_{cl}$ , представляет хлориды, всосанные обратно, ( $R_{cl}$ ); если последнюю величину  $R_{cl}$  умножить на 100 и разделить на количество реабсорбированной жидкости  $R$ , то получится концентрация хлоридов в реабсорбированной жидкости в процентах ( $Cl_{R\%}$ ):

$$\frac{R_{cl} \times 100}{R} \times Cl_{R\%}. \quad (8)$$

Эта последняя величина, т. е. процентное содержание хлоридов в обратно реабсорбируемой жидкости, и является в данном случае особенно важной.

Сопоставляя эту величину с содержанием хлоридов в плазме, мы можем иметь три различных типа опытов: 1) либо концентрации хлоридов в реабсорбируемой жидкости и в плазме близки друг к другу (оптимальный солевой баланс), 2) либо концентрация хлоридов в реабсорбируемой жидкости больше, чем в плазме (недостаток хлоридов в рационе, организм удерживает их с помощью интенсивного обратного всасывания в кровь), 3) либо, наоборот, концентрация хлоридов в реабсорбируемой жидкости меньше, чем в плазме (организм перегружен хлоридами, обратное всасывание их в почках падает).

Таким образом, анализируя деятельность почек с помощью экспериментально полученных цифр, т. е. поведение их по отношению к какой-либо определенной соли, можно сделать выводы о состоянии снабжения животного этой солью и притти с этой точки зрения к оценке кормового рациона этого животного.

Изложенные теоретические предпосылки были проверены нами на собаках в опытах, проводившихся двумя различными сериями: при недостаточном снабжении солью и при избыточном. Все подопытные собаки были оперированы по способу, разработанному Л. А. Орбели: оба мочеточника устьями их вшивались под кожу живота по обе стороны от средней линии, мочевой пузырь при этом удалялся. Этим значительно облегчалось получение мочи, которую можно было собирать за любые промежутки времени, подвешивая градуированные цилиндры непосредственно к отверстиям мочеточников.

Кровь брали пункцией яремной вены через кожу, не прерывая опыта. Пробы мочи и плазмы исследовались на содержание креатинина, который определялся в моче по методу Фолина (Folin) с по-

мощью колориметра Дюбоска, в плазме — методом Реберга (видоизменение основного способа Фолина) с помощью колориметра Бюркера, и хлоридов, определявшихся микрометодом по Фольхарду с видоизменением Рушняка. Данные, полученные от анализов, рассчитывались изложенным выше способом.

Из всего имеющегося материала в качестве иллюстрации приведем только некоторые из интересующих нас сейчас цифр по отношению к хлоридам.

Опыт на собаке „Дамка“ был начат на фоне заведомо избыточного снабжения ее солью (сверх обычного рациона давалось с кормом 10 г этого вещества в течение 3 дней). Из прилагаемой табл. 2 видно, что в первые два дня опыта концентрация хлоридов в реабсорбируемой жидкости была ниже, чем в плазме, в первый день на 20 мг, во второй уже на 69 мг. После этого была введена гипохлоридная диета (вареный картофель и пшенная каша без соли) и пропущен один день наблюдений. На следующий же день концентрация хлоридов в реабсорбируемой жидкости сравнялась с концентрацией их в плазме, и дальше, на протяжении всего периода этой диеты, она все время была выше концентрации плазмы, во второй день диеты — на 9 мг, в третий — на 16 мг, в четвертый — на 19 мг. Далее снова была введена гиперхлоридная диета. Через день после этого концентрация хлоридов в реабсорбируемой жидкости, как и в самом начале опыта, опять стала ниже концентрации их в плазме (на 34 мг, 14 мг и 25 мг).

Таблица 2

Гипер- и гипохлоридные диеты

Дни опыта	Содержание хлоридов в мг,‰			Примечания
	в моче	в плазме	в реабс. жидк.	
1	1420	631	611	} Гиперхлоридная диета
2	1610	622	553	
4	610	610	610	} Гипохлоридная диета
5	586	568	577	
6	272	562	578	
7	89	557	576	
9	930	687	653	} Гиперхлоридная диета
10	794	604	590	
11	1498	574	549	

Аналогичные изменения можно наблюдать непосредственно после дачи животному больших доз соли, собирая после этого каждый час пробы мочи и беря соответственно пробы крови.

Результаты одного из многих подобных опытов приведены в табл. 3, из которой видно, что в начале опыта (до нагрузки солью) реабсор-

бированная жидкость и плазма крови были весьма близки друг к другу по содержанию в них хлоридов (разница в 3 мг); после же нагрузки содержание хлоридов в реабсорбируемой жидкости стало резко падать, в то время как в плазме оно немного повысилось; вследствие этого между ними получилась разница, достигавшая 81 мг (третий час опыта); эта разница хорошо была выражена и в конце опыта, через 5 час. после приема соли.

Таблица 3

## Нагрузка солью

Часы опыта	Содержание хлоридов в мг, %			Примечания
	в моче	в плазме	в реабс. жидк.	
1	419	372	369	Дано 15 г NaCl в 200 см <sup>3</sup> молока
2	862	372	346	
3	968	381	300	
4	1 020	390	315	
5	992	387	328	
6	992	384	333	

В этом опыте интересно отметить одно существенное обстоятельство: концентрация хлоридов в реабсорбированной жидкости снизилась через час после нагрузки солью тогда, когда содержание хлоридов в плазме еще совершенно не изменилось.

Таким образом, лучшим индикатором, показывающим состояние солевого хозяйства, является не кровь, а жидкость, реабсорбируемая в почках. Изменение химического состава этой жидкости — один из регуляторных механизмов, поддерживающих постоянство химического состава крови.

После того как были получены изложенные данные на собаках, мы сделали попытку перенести их непосредственно на сельскохозяйственных животных.

Опыт был поставлен на четырех подсвинках, находившихся на строго определенном кормовом рационе. Моча собиралась за сутки, так как одновременно эти животные были предметом другого исследования. Кровь брали из вены уха. К основному рациону прибавляли в течение шестидневки по 3 г соли ежедневно, следующую шестидневку добавляли по 6 г, затем, последовательно по шестидневкам, по 9, 12 и 15 г. Таким образом животные были под наблюдением в течение месяца, после чего по независящим от нас причинам опыт пришлось прервать.

При указанных добавках соли мы не наблюдали понижения концентрации хлоридов в реабсорбируемой жидкости менее содержания их в плазме. В первую половину месяца, наоборот, содержание хло-



ридов в плазме было часто ниже, чем концентрация их в реабсорбируемой жидкости. Таким образом дача соли в количестве 15 г (максимальная цифра, действие которой нам удалось изучить) не создает еще гиперхлоридного рациона. Отсюда вытекает, что нет оснований считать такую добавку соли чрезмерно большой, как на это указывают некоторые авторы.

Дальнейшая разработка этого вопроса поручена мною моему сотруднику зоотехнику Е. Ф. Павлову, поставившему в совхозе „Войсковицы“ соответствующие опыты на крупном рогатом скоте.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Таннгаузер, проф., Руководство по обмену веществ, т. II, 1934.
2. Демуров М. и Татаринова Н. В., Разведение и кормление свиней, Сельколхозгиз, 1931.
3. Богданов Е. А., проф., Выращивание и откорм свиней, Сельколхозгиз, 1932.
4. Никитин В. П., Свиноводство, Сельколхозгиз, 1931.
5. Редькин А. П., Свиноводство, Сельколхозгиз, 1931.
6. Rosemann, Pflügers Arch., **16**, 1921.
7. Cushman A., The secretion of the urine, 1917.
8. Rehberg P. Br., Biochem Journ., **19**, 1925 и **20**, 1926.
9. Орбели Л. А., Известия Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, 8, 1924.
10. Орбели Л. А., Вестник хирургии, том посвящ. проф. В. А. Оппель, 1927.

#### A. A. DANILOV. ON FIXING SALT RATION NORMS FOR ANIMALS

##### SUMMARY

The methods being used for fixing salt ration norms do not fully provide for the rapid and scientific working out of the principles of the mineral ration. The author carried out preliminary experiments on dogs and shoats, based on the latest data of the physiology of the kidneys to determine the amount of salt required in their ration.

On the basis of considerations advanced by P. B. Rehberg, the concentration of chlorides in the liquid reabsorbed in the kidneys at various salt rations was calculated. This quantity was compared with the chloride content in the plasma of the blood. It was shown that in the case of a hypochloride ration the chloride content in the reabsorbed liquid was greater than in the plasma, while with a hyperchloride ration the situation was reversed. A feeding of 15 grams of sodium chloride a day does not constitute a hyperchloride ration.



А. Я. ТУГАРИНОВ

## К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ ОСТРОВНЫХ ФАУН

(Представлено академиком С. А. Зерновым)

Рассматривается происхождение и формирование орнитологической фауны Новосибирских и Командорских островов.

Отторжение участка суши и возникновение на нем новых климатических и экологических условий приводит к образованию новых островных рас птиц.

Вопрос о происхождении и формировании островных фаун уже давно привлекал внимание зоогеографов. Исследования Уоллеса, Баура, Иеринга, Шарфа, Гессе и др. выдвинули ряд интересных соображений, касающихся истории животного населения островов и тех явлений эволюционного порядка, которыми сопровождается существование островных обитателей животного мира. Большинство относящихся сюда работ касалось островов, удаленных от материков, достаточно древнего происхождения; вопросы истории самих островов сталкивались при этом со сложными и нередко спорными вопросами геологии, что весьма затрудняло трактовку явлений из истории животного населения. Кроме того, исследованию подвергались главным образом острова южных стран, где многообразие и оригинальность форм останавливали внимание исследователей. Но это же обстоятельство чрезвычайно усложняло задачу, и еще не мало вопросов, связанных с проблемой островной жизни, остаются не разрешенными. Я думаю, что в ряде случаев эти затруднения основаны на том, что исследователи имели дело с древними, давно сложившимися биоценотическими отношениями, где динамику исторического процесса приходилось восстанавливать не на фактическом материале. Если бы мы могли, зная более или менее достоверно геологическую историю того или другого острова, проследить на ряде примеров тот ход изменений, который претерпевала фауна на островах различной степени древности, то динамика этих процессов и связанных с ними закономерностей стали бы более понятны.

Так, на полярном и тихоокеанском побережьях нашей страны имеется достаточное число островов, состав фауны которых известен нам уже с значительной полнотой. То обстоятельство, что острова нашей Арктики от Шпицбергена до Врангеля находятся в специфических условиях и обладают в общем крайне бедной фауной, не должно лишать их нашего внимания. Быть может, на более ограниченном материале нам легче было бы подметить те этапы, которые прошла, хотя бы в специфических условиях крайнего севера, островная жизнь. Что же касается тихоокеанского побережья, то здесь перед нами более разнообразная фауна, слагающаяся из элементов различной древности, различного происхождения и представляющая, следовательно, тем большее число объектов изучения в условиях островной изоляции. В русской орнитологической литературе вопросы эти еще не подвергались разработке.

Сейчас я имею в виду коснуться вопроса о происхождении и формировании орнитологической фауны двух островных групп наших побережий: Новосибирских островов на полярной окраине Сибири и Командорских — у берегов Камчатки. Рассчитывая в дальнейшем остановиться на этом вопросе и для других островных образований, я надеюсь, что путем такого сравнительного изучения удастся установить некоторые общие закономерности формирования островных фаун и ход явлений, сопровождающих этот процесс.

### І. Новосибирские острова

Архипелаг Новосибирских островов расположен у полярных берегов Сибири между устьями Яны и Индигирки. Географические координаты архипелага:  $73^{\circ}8'$  —  $76^{\circ}15'$  с. ш. и  $136^{\circ}30'$  —  $157^{\circ}$  в. д. Главных более крупных островов пять, из них два более южных — Большой и Малый Ляховские и три более северных — Котельный, Фадеевский и Новая Сибирь. К западу и северу от них разбросано несколько мелких островов. От материка Сибири ближайший из островов — Большой Ляховский — отделен проливом Лаптева, шириной в 75 км. Пролив Санникова приблизительно такой же ширины отделяет М. Ляховский остров от группы больших северных островов.

В большей своей части острова сложены мелкоземистыми наносами, вечно мерзлыми, перемежающимися со слоями знаменитого „ископаемого льда“. Выходы кристаллических пород в виде гранитов имеются лишь местами, например на Б. Ляховском; это наиболее возвышенные части рельефа, не превышающие, однако, 280 м, обычно, даже ниже. На острове Котельном есть возвышенности до 450 м (горы Волокитина), сложенные здесь палеозойскими и мезозойскими образованиями. Большая часть поверхности островов занята, однако, невысокими пологими увалами. Берега островов во многих местах представляют круто или



отвесно падающие к морю обрывы, обнажающие мерзлые толщи наносов или ледяные слои. Протаивая или разрушаясь прибоем, огромные массы земли скользят и падают в море или размываются; таким образом идет интенсивное сокращение площади островов. Некоторые из мелких островов буквально доживают последние дни, и только медленное протаивание в условиях сурового арктического лета замедляет процесс их окончательного разрушения. Почти на всех значительных островах имеются озера и небольшие речки, питающиеся поверхностными водами. Летом, при оттаивании почвы, глинистая поверхность, не скрепленная дерновым слоем, легко расползается, плывет и мелкими потоками и речками выносится в море. Таким образом с поверхности так же, как и с берегов, идет интенсивное размывание, преобразующее рельеф и придающее ему своеобразные формы. Этим же процессам размывания и протаивания наносов и ледяных пластов обязаны острова своим происхождением. Позднейший исследователь их геологического строения, М. М. Ермолаев, считает этот момент относящимся ко времени, предшествовавшему последнему похолоданию, т. е. к самому концу ледниковой эпохи. До того их территория была частью обширной суши, составлявшей продолжение материка Сибири, простиравшейся к северу по крайней мере на  $4-4\frac{1}{2}^{\circ}$  широты и соединявшейся с материком Америки.

Для суждения о климатических условиях островов мы можем воспользоваться данными, относящимися к теплomu периоду года (табл. 1).

Таблица 1

## Климатические данные островов

Острова Месяц	Северные и южные острова		Северные острова		Южные острова	
	Средняя температура $^{\circ}\text{C}$	Облачность	Число дней с осадками	Число дней со снегом	Число дней с осадками	Число дней со снегом
V	-11.5	78	12	12	21	21
VI	0.3	80	8	6	15	13
VII	3.5	76	15	10	17	15
VIII	1.2	88	13	7	20	10
IX	-2.7	89	14	14	24	20

Для сравнения приводим аналогичные данные для побережья материка (табл. 2).

Таблица 2

## Климатические данные побережья материка

Мест- ность  Месяц	Сагастыри (устье Лены)			Казачье (Усть-Янск)			Русское устье (устье Индиگیری)		
	Средняя температу- ра °С	Облачность	Число дней с осадками	Средняя температу- ра °С	Облачность	Число дней с осадками	Средняя температу- ра °С	Облачность	Число дней с осадками
V	-9.6	85	14	-5.0	66	8	-6.7	76	11
VI	0.0	84	10	7.2	71	12	4.6	68	13
VII	4.9	76	5	11.0	73	14	10.7	78	12
VIII	3.5	85	8	8.4	79	14	5.7	85	13
IX	0.3	83	14	0.5	78	17	-0.4	73	13

Различие климатических условий, в сторону гораздо большей суровости для островов, из этих данных очевидно. Несомненно, здесь решающее значение имеет не столько их более северное положение, сколько влияние моря. Если установлено, что зимой благодаря присутствию обширных полыней и согревающему влиянию вод на островах относительно теплее, чем на материке, то летом, когда обширные пространства суши уже успели прогреться, острова еще стоят в кольце неподвижных или дрейфующих льдов, соседство которых сильно понижает температуру воздуха. О „теплом“ периоде для островов можно говорить весьма условно. Что касается осадков или облачности, то значительных различий в условиях побережья и островов не наблюдается. Пасмурные, хмурые дни, с холодными северными ветрами, туманами, с дождем или снегом — обычный тип погоды на островах. О растительном покрове Новосибирских островов можно сказать немного. Это типичная арктическая тундра, где не только о древесной, но и о кустарной растительности можно говорить очень условно. Карликовые экземпляры *Salix polaris* представляют лишь ползучие побеги на полуголенной поверхности почвы. Цветковая растительность, как и споровые, далеко не образует сплошного покрова, но разбросана отдельными дерновинками и пятнами; только на пониженных, увлажненных участках травяная растительность дает более густой покров, развивается кочкарник, обильны лишайники и мхи.

Известно, что Новосибирские острова являются местом находок обильной и разнообразной фауны четвертичных млекопитающих. Наряду с полярными животными, как песец, овцебык, лемминги, здесь были найдены кости мамонта, лошади, сайги, северного оленя, быков, лося, медведя и т. д., причем аналогичные находки широко известны и из материковых частей полярного северо-востока Сибири. Не может

подлежать сомнению, что эти ныне островные находки говорят об обитании там этой фауны в то время, когда острова как таковые еще не существовали, а входили в состав суши, простиравшейся далеко севернее современных сибирских берегов. Исчезновение этого комплекса четвергичных обитателей относится ко времени до образования островов и поэтому сейчас для нас прямого интереса не представляет. Отчленение островных участков суши происходило явно уже в тот момент, когда сформировался близкий современному чисто арктический тип фауны. Это обстоятельство дает возможность с большей уверенностью проследить те изменения, которые последовали в составе животного населения в результате изоляции отдельных участков суши.

Орнитофауна прибрежных частей Сибири примерно от устья Лены до устья Индигирки может быть названа достаточно разнообразной. Считая нормально гнездящихся, мы имеем здесь до 60 видов птиц. Список этот может быть охарактеризован следующим образом. Из числа систематических групп наиболее разнообразно представлены кулики: их имеется 17 видов, едва не треть всего птичьего населения. Все это бореально-арктические формы, в большинстве широкого полярного распространения в виде галстучника, тулеса, сивки, куличка-воробья, краснозобика, чернозобика, песчанки, камнешарки, веретенника (*Limosa lapponica baueri*), плавунчиков и т. д. Из элементов северо-востока Сибири здесь же гнездятся дутыш (*Erolia maculata*), острохвост (*E. acuminata*). Из уток до побережья доходят обыкновенный и японский чирки (*Nettion crecca* и *N. formosa*), шилохвость, морянка, синьга (*Oidemia nigra americana*), гаги (*Somateria spectabilis*, *Arctonetta fischeri* и *Polysticta stelleri*), малый лебедь (*Cygnus bewicki*); из гусей: гуменник (*Melanonyx fabalis serratirostris*); из казарок — белолобая (*Anser albifrons*), пискулька (*A. erythropus*) и черная (*Branta bernicla nigricans*). Из хищников не редок сапсан (*Falco peregrinus*), кречет (*F. rusticolus*), белохвост (*Haliaeetus albicilla*), мохноногий канюк (*Buteo lagopus pallidus*), попадаетея и ястреб-тетеревятник (*Astur gentilis*). Из гагар найдено четыре вида: краснозобая (*Colymbus stellatus*), чернозобая (*C. arcticus*), белоногая (*C. adamsi*) и белощея (*C. pacificus*). Из семейства чаек не редки три общераспространенных вида поморников, чайки — трехпалая, вилохвостая, белая (*Pagophila eburnea*), бургомистр и серебристая (*Larus argentatus bi-rulai*). В устье Индигирки гнездится и замечательная розовая чайка (*Rhodostethia rosea*). Характерные для тундры куропатки — белая и тундровая, так же как и белая сова, обыкновенны. Группа воробьиных, как и всюду в тундре, очень ограничена: ворон, пуночка, лапландский подорожник, бледная чечотка, полярный жаворонок, красногрудый конек, белая трясогузка (*Motacilla alba ocularis*) и каменка (*Oenanthe oenanthe*) исчерпывают список воробьиных.

Посмотрим теперь, какие из перечисленных обитателей материка присутствуют и на островах, и, наоборот, обладают ли последние какими-либо видами, не свойственными материку. Если взять ближайший к побережью Б. Ляховский остров, то окажется, что 75-километровый пролив, отделяющий его от материка, кладет предел распространению почти половины материковых обитателей. Из куликов на Б. Ляховском найдено большинство названных выше, всего 11 видов; не распространяются туда: тулес, краснозобик, куличок-воробей, белохвостый песочник (*Erolia temminckii*), острохвост, дутыш, чернозобик. Из отсутствующих на материке там найден исландский песочник (*Calidris canutus*). Пластинчатоклювые представлены гагой-гребенушкой, белолобой и черной казаркой. Стеллерова и очковая гаги и морянка хотя и попадают на Б. Ляховском, но наблюдений над гнездованием не сделано. Гуменники определенно не гнездятся на острове, но частично прилетают туда на время линьки (есть наблюдения над появлением их даже на о. Котельном). Из хищников только канюк залетает на Б. Ляховский. И белая и тундровая куропатки найдены на Б. Ляховском, причем белая, как и на других островах, представлена особой островной формой — *Lagopus albus birulai*, тогда как на материке обитает широко распространенная в тундровой зоне Сибири форма *L. a. koreni*. Впрочем, часть островных куропаток на зиму, после замерзания пролива, перекочевывает на материк. Из гагар на острове гнездится только *C. stellatus*. Из воробьиных на Б. Ляховский не распространяются: чечотка, полярный жаворонок, конек; только в качестве случайных отмечены белая трясогузка и чекан. В общей сложности, не считая залетов (например, *Phylloscopus tristis* или *Emberiza pusila*), на Б. Ляховском констатировано 32 вида. На северных островах число птиц еще более убывает. Для о. Новая Сибирь установлено присутствие 23 видов, из них гнездование доказано для 18. Это — краснозобая гагара, гага-гребенушка, черная казарка, белая куропатка, песчанка (*Crocethia alba*), исландский песочник, камнешарка (*Arenaria interpres*), плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*), три вида поморников, белая чайка, бургомистр, серебристая хохотунья, крачка (*Sterna paradisea*), белая сова, подорожник и пуночка. Около острова Котельного наблюдались еще кайра (*Uria arctica*) и чистик (*Cephus mandtii*), встреченные и на островах группы Де-Лонга; оба вида широко распространены в полярных морях.

Итак, несмотря на большую близость островов к побережью Сибири, мы наблюдаем резкое уменьшение видового состава его птичьего населения, уменьшение, явно последовавшее вслед за отчленением островной территории. Причины этого явления, очевидно, сводятся к заметно ухудшившемуся климатическому режиму островов и общему изменению экологической обстановки после их отделения от материка. По отношению ко многим тундровым видам на основании изучения



условий их жизни можно установить, что они обитают, так сказать, на грани возможного существования. Здесь играет роль ограниченность кормовых ресурсов вследствие обеднения растительности и уменьшения видового состава низших животных, например насекомых, поедаемых птицами. Наоборот, обилие некоторых водных организмов, в частности личинок двукрылых, характерное для пресных вод арктической зоны, как раз обеспечивает благополучие тех видов птиц, которые могут уничтожать их в качестве корма. Таковы прежде всего кулики, и их-то мы и наблюдаем в наибольшем разнообразии и численно иногда в громадных количествах. Однако не только уменьшение питательных запасов по мере продвижения к северу может положить предел распространению птиц. Известно, что определенные виды нуждаются, с одной стороны, в некотором оптимуме температурных условий в период гнездования и, с другой — в известной продолжительности этого температурного, как и общеклиматического, оптимума. В частности не малое значение имеет климатическая обстановка периода роста молодых; запоздавшие выводки обычно гибнут от первых похолоданий конца лета. Нередки также случаи замерзания на озерах водоплавающих, еще не успевших подняться на крылья. Очевидно, таким образом, что вместе с отчленением островных участков суши и ухудшением сравнительно с материком их климатического режима произошел отбор тех форм, которые в новых условиях еще могли проводить лето, и, наоборот, исчезли все те, для которых это оказалось невозможным. Повидимому, процесс этот можно представить себе таким образом, что по мере ухудшения климата островов часть народившегося населения погибала, а следовательно, все более и более уменьшалось число особей, возвращавшихся на следующий год на место родины, пока окончательно не исчезли последние их представители. Крайне интересным является отсутствие на островах на гнездовье гусей-гуменников. Какие-то нам неизвестные условия лишили их возможности гнездиться там; однако, гуменники — обитатели побережья — „знают“ острова и удаляются на них, чтобы провести там болезненный период линьки. Территория островов частично еще имеет значение в жизненном цикле этих птиц, но уже не в качестве гнездовой.

В пользу того, что обеднение орнитофауны Новосибирского архипелага явилось результатом ухудшения климатических условий, а не отражает бывшее и ранее уменьшение видового состава по направлению к северу, говорят и другие соображения. Так, известно, что у южной оконечности Таймырского озера, лежащего внутри континента, но севернее, чем южные из Новосибирских островов, многие птицы еще гнездятся. Примерами могут служить: чернозобая и белоносая гагары, морянка, шилохвость, чирок-свистунок, гуменник, пискулька, дербник (*Aesalon columbarius regulus*), тулес, песочник (*Erolia*

*temminckii*), полярный жаворонок, красногрудый конек, чекан-каменка и даже чечотка (*Acanthis exilipes*). Присутствие ее на Таймырском озере связано с наличием там мелких кустарников ивняка, что в свою очередь только подчеркивает общие, более благоприятные условия района Таймыра. Следовательно, широтное положение Новосибирских островов таково, что при других условиях многие обитатели высоких арктических широт могли бы еще там существовать. Это дает тем большее право считать, что ранее, когда берега северо-востока Сибири лежали значительно севернее, участки суши, ныне составляющие Новосибирский архипелаг, были населены многими, ныне исчезнувшими на них видами. Остановлюсь еще на вопросе о новосибирской белой куропатке. Выше уже упоминалось, что на островах обитает особая раса этой птицы, отличающаяся кроме некоторых особенностей в окраске большей величиной сравнительно с формой, населяющей материковую окраину Сибири. Является вопрос: возник ли этот подвид на островах в результате изоляции здесь части населения, ранее принадлежавшего к единой с материком расе, или же на островах мы имеем дело с остатками ранее выделившейся формы, населявшей ту сушу, которая простиралась к северу от современных сибирских берегов и остатками которой является Новосибирский архипелаг. Последнее мало вероятно уже в силу того, что часть населения, оказавшегося островным, не могла не испытать воздействия тех изменений в условиях обитания, которые последовали в результате образования островов. В то же время островное население куропаток выявляет свою связь с материком ежегодными откочевками к югу. Это сопровождается интересными явлениями. Есть наблюдения (Бируля), что осенью они скопляются у берегов проливов и не решаются перелететь их, пока они не покроются льдом, тем самым вскрывая свою боязнь и непривычку перелетать над водными пространствами. Эти откочевки, как и у настоящих перелетных птиц, указывают на издавна выработавшуюся у наших птиц привычку к миграциям над материковыми пространствами. Остается думать, что территория, примыкавшая ранее к сибирским берегам и простиравшаяся на 4—5 градусов севернее, была населена этой птицей, совершавшей сезонные передвижения к югу и северу, что вообще свойственно белой куропатке там, где она находится у пределов своего северного обитания. Островная форма — *Lagopus lagopus birulai* — возникла после образования островов и может служить показательным примером для суждения о темпах образования новых рас, в данном случае в условиях Арктики.

На вопрос о том, являются ли Новосибирские острова путем пролета для некоторых птиц, приходится, повидимому, ответить утвердительно.

Как ни трудно ожидать пролет через северные из Новосибир-

ских островов еще далее на север, куда-то за  $75^{\circ}$  широты, однако, такой пример нам известен. Экспедиция „Зари“ наблюдала к северо-востоку от Новой Сибири в открытом море осенний пролет к югу стай плосконого плавунчика — *Phalaropus fulicarius*. Очевидно, кулички гнездились еще где-то на неизвестных нам, лежащих к северу, островах. Тем самым лишний раз подтверждается более северное простиранье суши, остатками которой являются Новосибирские острова, и бывшая связь их с какими-то землями еще далее к северу.

## II. Командорские острова

Командорские острова расположены против восточного побережья Камчатки на расстоянии от нее по прямой линии приблизительно в 180 км между  $54^{\circ}33'$  и  $55^{\circ}22'$  с. ш. Главных островов два — о. Беринга и Медный — и два небольших, лежащих у западного берега о. Беринга, — так называемые Арий-камень и Топорков. Расстояние между о. Беринга и Медным — 40 км. Площадь первого острова — с небольшим 1 600 км<sup>2</sup>, Медного — всего 186 км<sup>2</sup>. О. Беринга на большей своей части имеет характер горной страны, и лишь северная оконечность представляется в виде более спокойного, равнинного рельефа с невысокими увалами и платообразными возвышенностями. Гористая часть, наоборот, изрезана глубокими узкими долинами и ущельями, с выходами твердых пород. По берегам эти возвышенности спадают крутыми отвесными уступами к морю, оставляя далеко не везде узкую полосу каменистого или песчаного берега. Наивысшей точкой острова является гора Стеллера, имеющая около 760 м над уровнем моря. В долинах и ущельях горной части острова гидрографическая сеть довольно хорошо развита и представлена быстрыми, горными ручьями и речками, сбегаящими к морю. На северной, низменной части имеются озера, видимо, лагунного происхождения; наибольшее из них о. Саранное более 65 км длины, имеющее сток к морю. О. Медный — сплошь гористый, с крутыми, трудно доступными берегами, достигающими высоты 600 м.

Окруженные водами холодного, незамерзающего моря острова имеют своеобразные климатические условия; если их и нельзя назвать суровыми, то тем не менее для органической жизни они крайне не благоприятны. Зимнее время с ноября по май характеризуется отрицательными температурами; правда, они очень невелики и например для самого холодного месяца — января — средняя температура не превышает  $5-6^{\circ}$  ниже нуля. Но все же это тот длительный холодный период, в течение которого развитие органической жизни невозможно. Но, с другой стороны, и температурные условия теплого времени крайне неблагоприятны. Наиболее теплый летний месяц, август, имеет среднюю температуру  $10-11^{\circ}$ , а июнь — всего  $5^{\circ}$ . Весенние феноло-



гические моменты здесь отодвинуты на середину нашего лета, максимум тепла приходится на конец его. И если на соседнем сибирском материке суровую зиму сменяет резкое потепление, поверхность земли и воздух хорошо прогреваются, то здесь количество получаемого тепла и летом остается крайне незначительным. Это последнее условие вызывается величайшей облачностью. Летом в среднем 22—23 дня в месяц острова не видят солнца, а в иные годы оно не показывается буквально в течение целого месяца. Обычны летние осадки в виде мелкого сеющего дождя, а зимой обильные снегопады. Относительная влажность летом достигает 90% и более. Ветры отличаются удивительным постоянством, летом—по преимуществу южных румбов, зимой—северной половины горизонта и достигают, особенно зимой, громадной силы. Иными словами, преобладающий тип летней погоды—это длительное, хроническое „ненастье“, которое знакомо нам на материке лишь в дни осени, когда безнадежно серое небо сеет мелкий дождь, вершины гор тонут в облаках, дует холодный, пронизывающий ветер; почва, растительность и сам воздух напитаны влагой.

Командоры лишены древесной растительности: очевидно, только что указанные климатические условия исключают возможность ее произрастания. Она заменена карликовыми формами берез, некоторых кустарных ивняков и рябины (*Sorbus sambucifolia*), достигающей в наиболее защищенных местах высоты 1½—2 м. Верхние части гор совершенно лишены цветковой растительности, зато в низинах травянистая растительность представлена богато и по количеству видов и по своему развитию, напоминая сибирское высокотравье, характерное для высокого пояса горной тайги. Луга этого типа располагаются в межгорных долинах. Отдельные представители флоры достигают, как и в тайге, высоты человеческого роста и более. Среди них мы находим таких характерных для тайги представителей, как *Delphinium elatum*, *Anemone narcissiflora*, *Heracleum lanatum*, *Polemonium coeruleum*, виды *Ranunculus*, здесь же брусника, голубика, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium* и т. д. На соседнем материке все это,—характерные растения тайги. Из растений, связанных с альпийской зоной, назовем *Rhododendron chrysanthum*, *Sibbaldia procumbens*, виды *Arnica*. Арктическая флора находит своих представителей в виде мошочки, *Saxifraga hirculus*, *S. punctata*, *Koenigia islandica*, *Lagotis glauca* и др. Растительными эндемиками островов являются два вида: *Cassiope oxycoccoides* и *Alopecurus steinegeri*. По мнению ботаников (*Kjellmann*), в основном флора Командор ближе всего по составу растительности напоминает флору Камчатки с ярко выраженными элементами Арктики и Алеутских островов.

Геологическая история островов остается плохо выясненной. О строении их известно, что на основе изверженных глубинных пород



залегают отложения, не древнее олигоцена. Найденные здесь осадочные породы по характеру сохранившейся фауны моллюсков указывают на общность этих отложений с палеогеном Калифорнии, а растительные остатки сближают их с флорой Кеная из олигоцена Аляски и С. Америки. Таким образом поднятие островов или, что вероятнее, той суши, часть которой они составляли, произошло не ранее миоцена (1). Вопрос дальнейшей истории остается в геологической литературе не выясненным. В частности не установлено, имели ли острова территориальные связи с материком Азии или другими островами, а также время и причины утраты этих связей. Свидетельством того, что в области Берингова моря мы имели обширные пространства суши по крайней мере еще в четвертичное время, служат находки костей мамонта на таких удаленных от материков островах, как Прибыловы, а из группы Алеутских островов — на Уналашке. Какие-либо остатки четвертичной фауны на Командорских островах неизвестны. Интересным является для них также полное отсутствие следов четвертичного оледенения, что также установлено для островов Алеутской гряды. В этом отношении Командоры имели, очевидно, иную историю, чем соседняя и ближайшая к ним Камчатка. В настоящее время наблюдается поднятие островов. Доказательством этого служат озера северной части о. Беринга, которые образовались из заливов моря, отделившихся от него и затем опреснившихся. На это же указывает нахождение остатков скелетов морской коровы на высоте до 60 м над уровнем моря.

Орнитофауна Командорских островов в отношении ее состава изучена сейчас, быть может, лучше многих других окраин Союза. Очень полезной позднейшей сводкой является работа Г. Х. Иогансена (2), дающая ряд новых и интересных наблюдений. По этой сводке, на Командорах было зарегистрировано 180 видов и подвидов птиц. Мы рассмотрим сейчас птичье население островов по характеру его пребывания, имея в виду группы оседлых, пролетно-гнездящихся, пролетных и залетных.

Оседлые птицы. Хотя список видов птиц, которых можно встретить на Командорах в течение круглого года, сравнительно не мал, однако, в строгом смысле слова очень немногие виды могут быть признаны не покидающими островов или их побережий и не совершающими более или менее отдаленных перекочевок. К числу таких „домоседов“ могут быть причислены следующие 5 форм: *Lagopus mutus ridgwayi*, *Calidris maritima quarta*, *Leucosticte tephrocotis maxima*, *Passerina nivalis townsendi* и *Troglodytes tr. pallescens*. Четыре из них — кроме подорожника — являются, кстати сказать, эндемиками островов. Далее следует группа видов, гнездящихся на островах и встречающихся здесь же круглый год, но часть их местного населения по всем данным зимой кочует, покидает острова и в то же

время пополняется прилетными особями с материка. Таковы, например, различные чистиковые, белая сова, некоторые чайки и т. д. Общий список этих видов таков:

*Fulmarus glacialis rodgersi*\*

*Oceanodroma furcata*\*

*Phalacrocorax pelagicus*\*

„ *urile*\*

*Merganser m. merganser*\*

„ *serrator*\*

*Somateria mollissima v-nigrum*\*

*Histrionicus h. pacificus*\*

*Clangula hyemalis*\*

*Cygnus cygnus*\*

*Falco p. reginus pealei*

*Falco rusticolus subsp.*

*Larus glaucescens*\*

*Rissa tridactyla pollicaris*\*

*Uria lomvia arra*\*

„ *alga californica*\*

*Synthliboramphus antiquus*\*

*Aethia pygmaea*\*

*Lunda cirrhata*\*

*Fratecula corniculata*\*

*Nyctea nyctea*

*Corvus corax subsp.*

*Acanthis linaria linaria*

„ *linaria holboellii*

Из этих почти 30 форм (включая строго оседлые) более половины (отмечены \*) связаны с водами. Присутствие открытой воды зимой удерживает птиц в районе островов, но все они встречаются зимой и на материковом побережье и, собственно, для островной фауны не являются характерными.

Гнездящиеся. Перейдем теперь к следующей группе — гнездящихся, но не остающихся на зиму на островах и в прибрежных водах. Это будут:

*Colymbus stellatus*

„ *arcticus viridigularis*

*Oceanodroma leucorhoa*

? *Merganser squamatus*

*Nyroca fuligula*

„ *marila*

*Nettion crecca*

*Querquedula querquedula*

*Dafila acuta*

*Anas platyrhynchos*

*Branta canadensis leucopareus*

*Aesalon columbarius insignis*

*Cirripidesmus mongolus*

*Erolia subminuta*

*Tringa glareola*

? *Heteroscelus brevipes*

*Lobipes lobatus*

*Capella gallinago*

? *Sterna paradisaea*

*Rissa brevirostris*

*Stercorarius pomarinus*

„ *parasiticus*

? *Stercorarius longicaudus*

*Cephus columba columba*

*Phaleris psittacula*

*Calcarius lapponicus coloratus*

*Anthus gustavi*

*Motacilla flava similis*

? *Phylloscopus borealis*

? *Locustella ochotensis*

Знак вопроса перед названием означает, что гнездование непосредственными наблюдениями не установлено, но весьма вероятно. Таким образом, вместе с предыдущим списком мы имеем для Коман-

дорских островов почти 60 видов и подвидов гнездящихся птиц. Это как раз треть того общего количества, которое констатировано для островов, включая только зимующих, пролетных и залетных. Рассмотрим теперь ближе состав этого гнездящегося населения. Доминирующую группу составляют виды (27), свойственные северным и даже арктическим широтам с явным господством элементов Берингии. Среди них мы находим глупыша, гагу, морянку, трехпалых чаек, поморников, два вида кайр и четыре вида других чистиковых. Все это, как видим, экологически птицы побережий, многие связаны с сушей лишь в гнездовую пору и вне ее проводят жизнь в открытом море. Это обстоятельство ярко подчеркивает суровые климатические условия островов, где режим далекого севера проникает к югу до 54—55 параллели. Не то мы видим по отношению к обитателям суши и пресных водоемов. Из числа гнездящихся в арктических широтах тут живет всего 9 видов: краснозобая гагара, полярный кречет, тундровая куропатка, длиннопалый песочник, плавунчик, пепельный улит, белая сова и два вида подорожников. Однако и эти 9 видов, гнездясь на далеком севере, сами по себе не характеризуют только арктической области. Гагара и круглоносый плавунчик гнездятся к югу, захватывая лесную зону; куропатка, пепельный улит, а возможно и *E. subminuta* проникают по гольцовой области восточносибирских хребтов далеко южнее тундровой зоны. По отношению к белой сове сделано интересное наблюдение: на о. Беринга она стала гнездиться с тех пор, как здесь появились полевки, завезенные человеком, а на о. Медном, где этих грызунов нет, сова не гнездится. В то же время крайне показательным отсутствием громадного большинства тундровых птиц. Так, мы не имеем здесь характерных тундровых куликов: тулеса, ржанок, чернозобика, песочников, веретенника, песчанки и др.; здесь нет белой куропатки, северных гусей в виде белолобой и черной казарки, никаких гуменников, нет белой трясогузки, на материке нормально достигающих берегов Полярного моря; нет такой характерной птички, как *Anthus cervinus*, обитающей в тундре Старого Света, нет полярного жаворонка — *Otocorys alpestris*, мохноногого канюка и др. Замечательно при этом, что все они — кроме полярного жаворонка и, конечно, белой куропатки — обычны на Командорских о-вах на пролете. Эти отрицательные черты, мне кажется, вполне убедительно говорят о том, что несмотря на наличие ряда гнездящихся на островах птиц, общих с арктической зоной, считать Командоры принадлежащими зоогеографически Арктике нельзя. Присутствие литоральных видов более северных частей Берингова моря есть явление такого же порядка, как и проникновение материковых тундровых обитателей к югу по гольцовой зоне: экологические условия островов, вызванные влиянием климата и морских течений, дают здесь аналогию с областями, лежащими много севернее.

Переходя к обзору других гнездящихся птиц, мы встречаемся, с одной стороны, с формами по преимуществу бореального расселения, с другой — с формами, распространенными, вообще, очень широко. К этой общей группе относятся 20 птиц: чернозобая гагара, большой и длинноносый крохали, хохлатая и морская чернеть, каменушка, два вида чирков, шилохвость, кряква, сапсан, дербник, фифи, бекас, ворон, чечотки, *Anthus gustavi*, *Phylloscopus borealis*, желтая трясогузка. В силу своего обширного распространения как в различных широтных зонах, так и в различных зоогеографических подразделениях северной Палеарктики группа эта совершенно не характерна. Заслуживают внимания лишь две птицы: каменушка и *Anthus gustavi*. Первая в условиях Восточной Сибири — определенно горная утка, гнездящаяся в гольцах Прибайкалья, в хребтах Якутии, а также Чукотского полуострова и Анадырского края, т. е. экологически птица горной тундры. В аналогичных условиях она живет на побережье Аляски и на севере Атлантики. *Anthus gustavi*, населяя тайгу и лесотундру Азии до Печоры, по происхождению — птица юго-востока Азии. Сюда же, впрочем, относится и *Phylloscopus borealis*, ныне освоившая всю тайгу Палеарктики. Из птиц более узкого, восточносибирского распространения, помимо уже названных и гнездящихся на Командорах, остается отметить чешуйчатого крохали, монгольского зуйка и *Locustella ochotensis*. О первом мы знаем еще очень мало, но во всяком случае его распространение ограничивается узкой полосой Приморья от Манчжурии и Уссурийского края до о. Беринга. *Cirrepidismus mongolus* в условиях Восточной Сибири также высокогорная птица, найденная на Становом хребте, в системе Верхоянского хребта, на Камчатке и Чукотском полуострове. „Тундровой“ режим островов дает ему, очевидно, привычную обстановку для гнездования. *Locustella ochotensis*, распространенная на север до Камчатки, видимо, также находит для себя во влажном высокоотравье о. Беринга удобные условия существования. Последние три птицы, будучи распространены на восточной окраине Сибири, зоогеографически лишь оттеняют положение интересующих нас островов на восточном побережье Северной Азии. Общность с фауной Северной Америки устанавливается находками *Branta canadensis leucopareia* и *Haliaeetus leuccephalus alascanus*. Эти птицы, ранее более распространенные, теперь стали редкостью на островах. В заключение этого краткого обзора гнездящейся орнитофауны остается еще упомянуть о двух видах штурмовок — *Oceanodroma furcata* и *leucorrhoa*; широко распространенные у берегов Тихого океана, они находят здесь северный предел обитания.

Пролетные. Число птиц, посещающих острова лишь на пролете, достигает 40, не считая случайно залетающих. Список этих последних также интересен, и ниже мы к нему еще вернемся. Более или



менее регулярными сезонными посетителями островов оказываются следующие виды:

<i>Mergus albellus</i> (редко)	<i>Crocethia alba</i> (осенью)
<i>Oidemia steinegeri</i>	<i>Totanus erythropus</i> (весной)
" <i>perspicillata</i>	<i>Glottis nebularia</i>
<i>Bucephala clangula</i>	<i>Heteroscelus incanus</i> (весной)
<i>Spatula clypeata</i>	<i>Actitis hypoleucos</i>
<i>Mareca penelope</i>	<i>Phalaropus fulicarius</i>
<i>Fulvetta falcata</i>	<i>Limosa limosa melanuroides</i>
<i>Branta bernicla nigricans</i>	(редко, весной)
(только осенью)	<i>Limosa lapponica baueri</i>
<i>Meleagris gallopavo</i>	<i>Numenius phaeopus variegatus</i>
(весной и осенью)	<i>Larus schistisagus</i>
<i>Anser albifrons</i> (тоже)	" <i>argentatus vegae</i>
<i>Squatarola squatarola</i>	" <i>hyperboreus</i>
<i>Pluvialis dominicus fulvus</i>	" <i>ridibundus sibiricus</i>
<i>Arenaria interpres</i>	<i>Acanthis exilipes</i>
<i>Erolia ferruginea</i> (редко)	<i>Fringilla montifringilla</i> (вес-
" <i>alpina</i>	ной и осенью)
" <i>minuta ruficollis</i>	<i>Alauda arvensis pekinensis</i>
" <i>temminckii</i>	<i>Anthus pensilvanica japonica</i>
" <i>maculata</i> (редко, осенью)	<i>Motacilla alba lugens</i>
" <i>acuminata</i> (только осенью)	"    " <i>ocularis</i>
<i>Calidris tenuirostris</i> (очень	"    " <i>cinerea caspica</i>
редко)	<i>Tarsiger cyanurus cyanurus</i>

Почти половина этого списка падает на долю различных куликов, из коих только немногие, вроде большого улиты, перевозчика или большого веретенника, не являются жителями крайнего севера. Все эти разнообразные типично тундровые обитатели стремятся дальше на север, не считая безлесные, тундроподобные острова удобными для себя местами обитания. Почему далеко не лишенный речек, озер, мокрых травяных лугов остров Беринга не привлекает названных в списке уток, чаек, некоторых бореальных куликов, а берега его пресных вод — трясогузок, сказать трудно. Большинство их гнездится на тех же широтах у берегов Камчатки и даже севернее. Очевидно, в основе лежат условия питания — отсутствие каких-то организмов — животных и растительных, составляющих их корм. Показательно появление *Branta bernicla nigricans* только на осеннем пролете. Я уже имел случай высказать мысль, что весенние и осенние пути пролета этой птицы различны: весной она летит материком на север Восточной Сибири, а осенью побережьем на юг. Наблюдения на Командорских островах подтверждают эту мысль. То, что на островах не остается гнездиться *Fringilla montifringilla*, синехвостка, — понятно: обе птички связаны

с древесной растительностью, отсутствующей на островах. Не остается здесь и полевой жаворонок, распространяющийся на материке Восточной Сибири до Анадырского края, хотя весной, по словам Г. Иогансена, он задерживается здесь на дюнах, где самцы поют свои брачные песни. Приведенные данные о пролетных птицах отчетливо свидетельствуют, во-первых, о том, что Командоры лежат на хорошо выраженном пролетном пути как для гнездящихся на далеком севере, так и для остающихся в полосе тайги. Несмотря на их отдаленность от берегов Камчатки, направление пролета идет, очевидно, таким образом, что следующие побережьем материковые обитатели, в том числе и лесные формы, уклоняются к востоку, в открытое море, пересекают острова, чтобы затем снова свернуть назад, к материку. Для истории возникновения этого варианта пути, как и для истории самих островов, это явление весьма показательно.

Число птиц, эпизодически залетающих на острова, очень значительно и достигает более 55 видов. Самое интересное в этом отношении то, что сюда попадает очень большое число чисто лесных форм. Для примера назову: *Cuculus optatus*, большого пестрого дятла, дубоноса, клеста, шура, зеленушку, *Carpodacus erythrinus*, *Anthus hodgsoni*, гаичку, свиристеля, три вида мухоловок — *Muscicapa griseisticta*, *Hemichelidon sibirica*, *Siphia parva albicilla*. По отношению к некоторым известны любопытные подробности. Так, залет дятлов наблюдается в мае и октябре, причем явление это носит повторный характер. Мне уже приходилось указывать, что в северных частях своего ареала эта птица определенно отлетает на зиму южнее; можно хорошо наблюдать эти перекочевки — пролет. Появляясь на Командорах весной и осенью, большой пестрый дятел, очевидно, в этих сезонных миграциях придерживается тех же путей, что и другие птицы. Найденный в декабре месяце клест принадлежал к форме *Loxia curvirostra japonica*, населяющей Курильские о-ва, следовательно, это случай бродяжничества, столь характерный для этих птиц вообще. Интересный случай массового залета констатирован для мухоловки — *Hemichelidon sibirica*. Это было лишь однажды в июне 1883 г. между 7 и 21 числом. Птиц была масса, но в другие годы они больше не наблюдались. Сошлюсь еще на неоднократные залеты овсянок — *Emberiza rustica*, *E. variabilis* и *E. aureola*, относящиеся ко времени весеннего пролета; то же наблюдается по отношению к дроздам *Turdus eunomus* и *T. obscurus*. Близость материка Америки выражается появлением время от времени таких птиц, как *Colymbus immer*, *Marca penelope americana*, *Chen hyperboreus*, *Cygnus columbianus*, *Megalornis canadensis canadensis*; из птиц, связанных с открытыми морскими водами, навещают острова иногда два вида альбатросов *Diomedea albatrus* и *D. nigripes*, а также более регулярно — буревестник *Puffinus tenuirostris*. Приведенные наблюдения останавливают на себе внимание в следующих отношениях. Часть случаев по-

явления некоторых видов, в том числе лесных, ныне нормально гнездящихся на материке, как бы указывает на попытки устроиться здесь на гнездовье. Другая группа этих непостоянных обитателей, возможно также свидетельствует о бывшем здесь для них пролетном пути, ныне утраченном и повторяемом отдельными представителями популяций, как пережиток прошлого. Если вообще считать, а иное объяснение и трудно себе представить, что пролетный путь есть наследственная от поколения к поколению, путем отбора выработавшаяся способность следовать определенным направлением, то в приведенном толковании не будет большой натяжки. Для одних видов, — в нашем случае нормально пролетающих через острова, — путь остается неизменным, другими он почти утрачен. Почему и как создаются эти различия — вопрос, рассматривать который мы сейчас не можем. Интересно однако, отметить способность некоторых видов, жителей материка, нормально не совершающих при своих миграциях перелеты через водные пространства, удаляться от него на десятки километров. Таковы клест, щур, свиристель, дубонос, дрозды. До известной степени эти факты являются показателями того, какие расстояния способны преодолевать эти птицы, которых мы привыкли считать делающими передвижения очень небольшими этапами, от одного места кормежки до другого.

Попытаемся теперь дать оценку приведенным фактам с точки зрения значения их для понимания истории формирования современного птичьего населения Командор.

Мы знаем четыре оседлых эндемичных подвидов: тундровая куропатка—*Lagopus mutus ridgwayi*, морской песочник—*Erolia maritima quarta*, вьюрок—*Leucosticte tephrocotis maxima* и крапивник—*Troglodytes troglodytes pallescens*. До 50-х годов прошлого столетия здесь обитал еще ныне вымерший Палласов баклан—*Phalacrocorax perspicillatus*. Уже самый факт оседлости наводит на мысль о том, что территорию островов они занимали тогда, когда последняя имела соединение с материком либо находилась в непосредственной от него близости. Ближайшие геологические причины изоляции суши, ныне составляющей острова, нам неизвестны. Наиболее вероятно погружение части суши, соединявшей их с материком Азии, а возможно, и Курильскими островами. При этом условии Командоры, как и другие острова, могут рассматриваться как уцелевшие на дневной поверхности, наиболее возвышенные части этой суши, подобные тем, что возвышаются сейчас по восточному берегу Камчатки. Если возвышенности Командор достигают сейчас 6—7 сотен метров, то до погружения вершины их, очевидно, поднимались значительно выше, а в смысле природных условий представляли то, что мы называем альпийской зоной. Напрашивается мысль сопоставить это соображение с наличием и сейчас на островах ряда птиц, известных нам как оби-

татели гольцовой зоны окраинных хребтов Восточной Сибири. Таковы утка-каменушка, тундровая куропатка, монгольский зук, пепельный улит; горный выюрок, кроме ряда островов Берингова моря, населяет в виде особого подвида горы Аляски. На территориальную связь с Курильскими островами указывает обитание на Командорах крапивника, отсутствующего на Камчатке и представленного на островах Курильской гряды своей формой (*Troglodytes tr. kurilensis*). Впрочем эта птичка населяет и некоторые другие острова Берингова моря и прилегающую часть Северной Америки. Так или иначе, но отторжение участка суши от материка не могло не вызвать резких изменений в его природной обстановке. Прежде всего он оказался под воздействием окружающих водных масс. Согревающее влияние воды сильно повысило зимнюю температуру в отличие от соседних частей материка, гораздо более охлаждающихся. Наоборот, лето стало значительно прохладнее, увеличилась облачность, влажность и т. д. Если считать, что соединение с Камчаткой имело место на тех же примерно широтах, на которых лежат острова сейчас, т. е. в зоне тайги, то, очевидно, соединившая их суша, а частично, быть может, и сами острова, были покрыты лесной растительностью. Из последних уцелели сейчас отдельные элементы, наиболее выносливые, вроде например, рябины, повсеместно поднимающейся в горы до лесного предела. Зато в большем числе сохранились травянистые растения из числа представителей таежных высокотравных лугов. Столь же депрессированной оказалась и фауна. В частности исчезли млекопитающие; доступ новых видов, например тундровых, оказался затруднен и лишь песец, попав на острова, очевидно, по льду, оказался единственным их обитателем.

Для оседлых представителей орнитофауны все эти изменения не могли пройти бесследно. В условиях изоляции, не смешиваясь с родственным населением, прибывающим извне, они стали (что мы и наблюдаем) на путь образования местных рас. Поскольку дифференциация достигла лишь степени подвидового значения, можно думать, что образование островов имело место в сравнительно недавнем прошлом, вернее всего в четвертичное время. Иначе обстояло дело с вымершим Палласовым бакланом. Здесь перед нами древний, хорошо обособившийся вид, не имеющий близких родственников среди современных представителей рода. Его происхождение можно отнести к гораздо более раннему времени, чем образование островов, и в будущем его костные остатки быть может и будут найдены где-либо на материке. Палласов баклан принадлежал к той древней литоральной фауне Берингии, к которой относятся наряду с местными, ныне живущими членами рода *Phalacrocorax* различные, резко дифференцированные, монотипичные виды сем. *Alcidae*, эндемичные для берегов Берингова или Охотского морей. Как и у некоторых других островных форм бакланов, у Палласова баклана наметилась редукция крыла:



при длине его, не превышавшей 35.5 см, огромная птица вряд ли была в состоянии успешно пользоваться своим летательным аппаратом. И тот факт, что, исчезнув на побережье материка, Палласов баклан продолжал существовать на островах, как бы указывает, что в данном случае изоляция способствовала продолжению его существования. В чем состояли эти благоприятные условия, с уверенностью сказать мы не можем, но достаточно было весьма незначительных изменений в окружающей обстановке, чтобы эта последняя колония оказалась обреченной. Возможно, конечно, что стимулирующим моментом была массовая гибель от какой-то эпидемии, подобно той, которая наблюдалась в 1876—77 гг. среди ныне обитающих на островах *Ph. pelagicus* (Hartert, 1920). Не осталось, вероятно, без влияния на судьбу Палласова баклана и массовое истребление птиц экипажем экспедиции Беринга. Но все это были лишь обстоятельства, ускорившие окончательное вымирание этой замечательной птицы. Напрашивается сравнение судьбы ее с судьбой бескрылой гагарки *Alca impennis*: самый крупный представитель семейства *Alcidae*, она также утратила способность летать и также долее всего сохранилась на о. Исландии, где в 1844 г. был убит последний экземпляр.

По мере формирования на островах безлесного ландшафта, связанное с ним птичье население должно все более и более испытывать невозможность использовать островную территорию для гнездования, а затем и совершенно ее покинуть. Не говоря о живущих по соседству, оседлых на Камчатке, таких чисто лесных видах, как глухарь, кедровка, поползень, длиннохвостая и другие синицы, дятлы, на островах отсутствуют на гнездовье чечевичник, дубровник и другие овсянки, конек (*Anthus hodgsoni*), мухоловки, *Calliope calliope*, синехвостка, дрозды и т. д. Однако, как мы видели, для многих даже чисто таежных птиц намечается даже правильный пролетный путь через острова. Очевидно, что это отголоски того времени, когда продвижение птичьих стай, во время их миграций, шло через тайгу островов и прилежавшей суши, где часть их гнездилась и где они теперь имеют лишь временную остановку.

В развитие представления о некогда таежном ландшафте участка суши, остатком которого являются Командорские острова, можно привести и иные соображения. Я имею в виду отмеченное выше отсутствие на гнездовье тундровых птиц, а также и млекопитающих (кроме песца). Появление на островах полярной совы на глазах местного населения весьма показательно. В силу чисто случайного обстоятельства для данной местности (завоза полевки) перед нами факт освоения тундровой птицей новой территории с родственным ей ландшафтом. Однако, подавляющее большинство тундровых птиц из-за общеэкологических условий явно не может оставаться в этом тундроподобном ландшафте, как не могла обитать здесь и сова, пока не получила нужного пита-

ния. Климатический режим настоящей тундры совершенно иной: он достаточно континентален, имеет во всяком случае на большей части зоны более теплое лето и более раннее его наступление, что не безразлично для периода гнездования. Следовательно, и в силу экологических и исторических причин мы не можем рассматривать Командоры как аналог тундры. И то, что здесь существует, видимо, регулярный и массовый пролетный путь для тундровых птиц, говорит лишь за его давность; возможно, что он проходил по окраине былой суши; так, мы встречаем здесь ряд видов, придерживающихся береговых пролетных путей. Как бы воспроизводя бывшие очертания этой суши, птицы, попадая на Камчатку по линии Курильской гряды, где-то явно уклоняются на восток, захватывают на своем пути Командоры и снова сворачивают к материку.

Такова, повидимому, в основном история формирования современного состава орнитофауны Командор как гнездящейся, так и пролетной. В процессе анализа фауны для нас наметилась и вероятная история самих островов, пока не установленная другими наблюдениями. Было бы весьма желательным подвергнуть рассмотрению и другие группы животных этих интересных островов с точки зрения соответствия предлагаемой здесь истории фауны этих островов. Думаю, что значительных расхождений с данной схемой не должно возникнуть.

Мы рассмотрели вероятный ход явлений, сопровождавших историю орнитологической фауны двух групп островов, возникших в недавнее геологическое время, в различных широтах и при различных условиях ландшафта. Обобщая отмеченные явления, мы имеем возможность притти к выводам, которые кратко могут быть сформулированы таким образом:

1. Отторжение участка суши и образование острова приводят к возникновению на нем новых климатических условий и к общему изменению характера ландшафта.

2. В результате этих изменений возникают новые экологические условия. Птицы как элемент ценоза в равной мере испытывают воздействие новых условий и соответственно реагируют на них.

3. Главнейшим и основным моментом в этом процессе является исчезновение с территории острова большого числа видов, общих с материком; остаются лишь те, которые в состоянии мириться с вновь создавшейся экологической обстановкой.

4. Изолированное островное существование видов из числа оседлых под воздействием новых условий обитания приводит к образованию новых островных рас.

5. Освоение островных территорий новыми, ранее чуждыми им формами возможно тогда, когда вновь возникшие экологические условия окажутся для них подходящими. Это могут быть виды в качестве гнездящихся, совершенно чуждые ближайшим частям материковой суши, но посещающие ее на пролете.

6. Островная изоляция некоторых видов может создать для них более благоприятные условия существования.

7. В своих ежегодных миграциях, а также на кочевках не гнездящиеся на островах птицы посещают их. Чаще всего это виды соседних частей материка, которые как бы пытаются использовать ранее занимавшуюся ими территорию и убедившись, что они не удовлетворяют их требованиям, немедленно их покидают. Регулярное, сезонное появление на островах перелетных птиц, гнездящихся на внутренних частях материка, указывает на существование древнего пролетного пути, захватывавшего прежде территорию островов и ныне частично проходящего над открытыми водами.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Morozewicz J., „Komandory“ studjum geograficzno-przyrodnicze, Warszawa, 1925.
2. Иогансен Г. X., Птицы Командорских островов, Труды Томского гос. ун-та, т. 86, 1934.

#### A. J. TUGARINOV. ZUR FRAGE DER BILDUNG DER INSELFALUNA

##### ZUSAMMENFASSUNG

In unserer Arbeit untersuchten wir den wahrscheinlichen historischen Weg der ornithologischen Fauna zweier Inselgruppen, die in einer späten geologischen Periode in verschiedenen Breiten und unter verschiedenen Landschaftsbedingungen entstanden sind. Unter Verallgemeinerung der betrachteten Erscheinungen sind wir zu folgenden Schlussfolgerungen gelangt:

1. Das Ablösen eines Teils vom Festland und die Bildung einer Insel führt zur Entstehung von neuen klimatischen Bedingungen auf derselben und zu einer allgemeinen Änderung des Landschaftscharakters.

2. Als Ergebnis dieser Änderungen treten neue ökologische Bedingungen auf. Die Vögel als Element der Cocnose erleiden im gleichen Masse den Einfluss der neuen Verhältnisse und reagieren entsprechend darauf.

3. Das Haupt- und Grundmoment in diesem Prozess ist das Verschwinden einer grossen Zahl von Arten vom Territorium der Insel. Es bleiben nur diejenigen übrig, die sich den neuen ökologischen Verhältnissen anpassen können.

4. Die isolierte Inselexistenz führt unter den neuen Lebensbedingungen zur Bildung neuer Inselrassen.

5. Die Erschliessung von Inselgebieten durch neue ihnen früher fremd gewesene Formen ist möglich, wenn die neu entstandenen ökologischen Bedingungen für sie zuträglich sind. Dies können Arten sein, welche als Nestsiedler, den nächsten Teilen des festen Mutterlandes vollkommen fremd sind, sie jedoch auf ihrem Fluge besuchen können.

6. Die Inselisolierung kann für gewisse Arten günstigere Existenzbedingungen schaffen.

7. Diese Inseln werden von Vögeln, die nicht auf ihnen nisten, bei ihren jährlichen Zügen und auch von nomadisierenden Vögeln besucht. Meistens sind dies Arten der benachbarten Teile des Mutterlandes, die anscheinend das von ihnen bewohnte Gebiet benutzen wollen, aber es schnell wieder verlassen, nachdem sie gesehen haben, dass es ihren Bedürfnissen nicht entspricht. Das reguläre saisonmässige Auftreten auf den Inseln der Zugvögel, die auf den inneren Teilen des Festlandes nisten, weist auf die Existenz alter Flugwege hin, die früher auch das Inselgebiet erfassten und jetzt zum Teil über das offene Meer führen.

---



Б. К. ШТЕРМАН

# О ПРИНЦИПАХ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО ДЕЛЕНИЯ ПАЛЕАРКТИКИ НА ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ ТИПОВ ОРНИТО- ФАУНЫ

(Представлено академиком С. А. Зерновым)

Настоящая статья является изложением выводов исследований, в которых разработаны главнейшие подразделения Палеарктики на основании распространения птиц.

Автором предложен новый метод зоогеографического картирования, более точный и полный, чем применявшиеся до сего времени. Предлагаемый метод позволяет на получаемой карте отобразить также данные экологической и исторической географии животных, чем достигается синтез различных направлений зоогеографии.

Составленная таким образом на основе изучения типов орнитофауны карта зоогеографического деления Палеарктики существенно отличается от всех ранее бывших. Вместе с этим в статье даются характеристики основных типов орнитофауны и описание их распространения.

Настоящая статья является кратким изложением выводов более крупной работы, в которой разработаны главнейшие подразделения Палеарктики на основании распределения птиц. Следует отметить, что за последнее время в зоогеографии стал выявляться известный кризис, и именно в том смысле, что отдельные направления в данной науке по мере своего развития стали все более и более удаляться друг от друга и в значительной степени потеряли связь между собой. В особенности это заметно в отсутствии связи между зоогеографическим районированием и экологической и исторической географией животных. Как известно, экологическая и историческая зоогеография быстро и успешно развиваются. Между тем методы зоогеографического районирования со времени Уоллеса и Северцова до наших дней остались неизменными. Вполне понятно, что эти методы за время своего существования в течение трех четвертей столетия должны были устареть.

Действительно, деление любой области при помощи линейных границ (безразлично, резких или растушеванных) на участки является чисто формальным. При этом могут приниматься во внимание лишь общие списки видов, независимо от экологических особенностей и

происхождения этих видов. Вследствие этого ныне принятое зоогеографическое деление Палеарктики идет даже в разрез с зональным делением. В качестве примера можно привести общепринятую в данное время „северную“ подобласть Палеарктики, охватывающую Арктику, лесную зону и часть степной зоны данной области. Уже с первого взгляда можно предположить, что фауна подобласти, заключающей в себе несколько растительных зон, должна быть весьма гетерогенна. И действительно, трудно себе представить большую противоположность, чем фауна лесной зоны и тундры или фауна лесной зоны и степи.

Далее при делении подобластей на провинции, подпровинции, округа и участки принимаются во внимание опять только общие списки видов. Каждый из участков отличается от соседних присутствием или отсутствием лишь немногих форм, являясь, собственно говоря, связующим звеном между любыми участками, среди которых он находится. Однако при необходимости соподчинений часто ближайшие соседние участки искусственно разъединяются, что, конечно, в значительной степени скрывает сходство между ними. Кроме того, вышеупомянутый способ зоогеографического районирования не может отразить самой сущности распределения фауны. Представим себе, что два типа фауны, различные по происхождению и развившиеся в различных экологических условиях, граничат друг с другом. Такая граница ни в коем случае не может быть резкой. Более пластичные и жизненные формы одного типа, расширяя свои ареалы, будут проникать в пределы другого типа, представляя собой здесь уже чуждые, пришлые элементы. Если типы фауны экологически резко различны, то взаимопроникновение происходит в зависимости от наличия подходящих условий в виде резко ограниченных островков и притом целым комплексом (например островные нахождение степных форм среди лесной зоны). Если же типы фауны в экологическом отношении более близки, то взаимопроникновение различных элементов происходит более диффузно. Весьма важным моментом для взаимопроникновения элементов фауны различного происхождения является непрерывное изменение климатических условий. Вследствие этого, почти всегда один тип фауны является наступающим за счет области распространения другого. Отдельные элементы отступающего типа, оказавшиеся более пластичными в приспособлении к новым условиям обитания, могут при этом сильно отстать и очутиться в виде реликтов среди области наступающего типа фауны, но все-таки при анализе всегда можно будет различать основные два типа фауны. Если для той же местности пользоваться современным методом зоогеографического районирования, то неминуемо получится ряд участков, которые будут отражать лишь формальным образом различие между любыми пунктами, не вскрывая сущности вопроса. При этом все участки будут иметь смешан-

ную фауну, состоящую из двух вышеуказанных типов; разница же между ними будет заключаться лишь в различия процентных соотношений между типами фауны.

Широкое проникновение одного типа фауны в пределы самых различных зоогеографических участков впервые доказал акад. П. П. Сушкин, обнаружив единство высокогорной орнитофауны всей Палеарктики (и даже Неарктики). Начертанная им картина расселения высокогорной фауны из центра ее возникновения в Центральной Азии звездообразно по всем хребтам Палеарктики не сходится с общепринятым зоогеографическим районированием при помощи линейных границ. В свою очередь и мне пришлось столкнуться с этим несоответствием при изучении происхождения и истории орнитофауны тайги. В процессе этой работы выяснилось, что наибольшее количество видов птиц, типичных для тайги (т. е. не встречающихся вне ее пределов), населяет восточную Сибирь. Отсюда орнитофауна тайги как бы растекается в разные стороны, постепенно убывая в количестве видов. Значительное количество таежных видов мы еще находим в хребтах южной Сибири и северной Монголии и затем, после перерыва, несколько видов в еловых лесах Тян-Шаня. В западной Сибири количество таежных видов тоже еще велико, хотя уже значительно меньшее, чем в восточной Сибири. Далее к западу количество таежных видов постепенно убывает, так что в Скандинавии оно уже вдвое меньше, чем в восточной Сибири. По направлению к югу виды упомянутого типа в Европе быстро убывают, так что лишь немногие из них выходят за пределы зоны бореального хвойного леса. Крайний южный предел их — восточная Пруссия. Однако, после перерыва ряд чисто таежных видов появляется опять в хвойных лесах средневропейских гор, некоторые же виды после вторичного перерыва встречаются даже на Пиренеях.

Тот факт, что виды птиц, типичные для тайги, наиболее многочисленны в восточной Сибири, указывает на важное значение этой страны в развитии фации тайги. Отсутствие же в данной группе эндемичных форм вне восточной Сибири позволяет полагать, что орнитофауна тайги в основном едина и расселялась с востока на запад. Из вышесказанного напрашивается вывод, что орнитофауна Северной Европы вообще беднее видами, чем орнитофауна восточной Сибири. Однако, на самом деле, мы видим скорее обратное: в Северной Европе уменьшение количества таежных видов вполне возмещается присутствием других видов, не встречающихся в восточной Сибири. Если рассмотреть распространение этих видов, то получается картина, обратная закономерностям в распространении таежных видов. Формы данного типа лишь заходят в зону тайги, главная же часть их ареалов падает на более южные части Европы, т. е. на зону широколиственных лесов, причем большинство из них распространено до



крайнего запада Европы. По направлению к югу и западу Европы к вышеупомянутым видам прибавляются еще новые, не выходящие за пределы европейских широколиственных лесов. Таким образом можно сказать, что орнитофауна хвойных лесов северной Европы состоит в основном из элементов двух различных типов: элементов фауны тайги, наиболее богато представленной в восточной Сибири, и форм, типичных для фауны европейских широколиственных лесов.

Упомянутые типы фауны весьма самостоятельны, так что их соединять ни в коем случае нельзя. С другой стороны, в виду вышеуказанного взаимопроникновения форм обоих типов линейные границы для их разделения не применимы. Поэтому я счел необходимым применить другой метод зоогеографического картирования. Обозначив каждый из упомянутых типов фауны условно своим цветом, я чередующимися мазками обоих цветов отметил область взаимопроникновения разных элементов, так что в зависимости от преобладания того или иного типа фауны преобладал тот или иной цвет. В местах, где безусловно господствовал один тип фауны, господствовал и соответствующий цвет. Таким образом, получилась карта, более соответствующая сущности взаимоотношений между фауной тайги и широколиственного леса, чем карты, изображающие многочисленные зоогеографические участки с линейными границами.

Применение вышеупомянутого метода изображения зоогеографических соотношений дает возможность подойти ближе к действительности, однако, оно также требует и более глубокого изучения материала. Если при практикуемом до сих пор методе зоогеографического районирования данные экологической и исторической географии животных не могут находить отражения, то предлагаемый метод в значительной степени основан на этих данных. Но этим самым достигается до известной степени объединение, синтез различных направлений зоогеографии.

Продолжая в том же направлении изучать орнитофауну Палеарктики, я пришел к заключению, что она складывается в основном из весьма ограниченного числа типов, объединяемых происхождением, развитием и экологическими особенностями. При этом взаимоотношения между отдельными типами оказались одинаковы, принципиально не отличаясь от описанных уже соотношений между тайгой и широколиственным лесом. Обозначив затем каждый из типов орнитофауны особым цветом, я в дальнейшем уже мог составить общую зоогеографическую карту Палеарктики, сильно отличающуюся от всех предыдущих. Эта карта менее „немая“, чем ныне употребляемые, и в большей степени отражает действительные соотношения, но в связи с особенностями предлагаемого метода должна быть многоцветной. В данном же случае я общую карту разложил на простые, одноцветные карты, из которых каждая соответствует распространению одного определенного типа



фауны. Объяснению этих карт, т. е. краткой характеристике основных типов орнитофауны и описанию их распространения, и будут посвящены последующие строки.

# I

Орнитофауна арктической зоны небогата видами, но отличается весьма высоким процентом эндемизма. Очень немногие виды, населяя Арктику, широко распространены также и вне ее пределов. Что касается арктической зоны Старого Света, то мы в ней находим 46 видов птиц, гнездящихся исключительно севернее предела лесной растительности. Кроме этих „формальных“ эндемиков имеется еще 32 вида и 1 подвид, по существу тоже настоящие, коренные обитатели Арктики, но местами более или менее выходящие за пределы данной зоны. Принципиальной разницы между формами первой и второй группы нет. Все они в своем развитии явно связаны с Арктикой и лишь впоследствии частично распространились за ее границы.

Таким образом, можно сказать, что основное население Арктики почти целиком состоит из эндемичных форм и резко отличается от орнитофауны всех прочих зон. Зато в пределах самой Арктики орнитофауна весьма однотипна. Многие виды высокой Арктики и морских побережий, а также основная часть сухопутных, тундровых форм распространены циркумполярно. Таких циркумполярных форм всего 32.

Остальная часть орнитофауны Арктики распределяется в основном таким образом, что наибольшее количество видов населяет Чукотский полуостров и Аляску, откуда они расходятся, постепенно убывая в количестве, по тундрам Старого и Нового Света, на запад и восток. Таким образом и из этих форм главная часть оказывается общей для Арктики, Евразии и Америки. Лишь немногие виды имеют тяготение к Атлантическому океану, но и они встречаются как на европейской, так и на американской стороне его. Из арктических птиц эндемично для Старого Света всего 11 видов. При этом некоторые из них в Америке замещаются близкими формами, вместе с которыми эндемики Арктики Нового Света насчитывают около десятка видов.

Из вышесказанного видно, что орнитофауна Арктики по своему составу весьма цельная и резко отличается от таковой прочих зон. Единство Арктики Старого и Нового Света не позволяет присоединять одну ее часть к Палеарктике, другую — к Неарктике. До сих пор это делалось лишь потому, что при употреблении линейных границ к фауне Арктики автоматически причислялись все заходящие в пределы ее южных частей виды бореального типа. Если же отчленить все виды, по существу связанные с Арктикой, то мы получим совершенно своеобразную орнитофауну, явно относящуюся к особой области, которую можно назвать арктической областью.



Карта 1. Распространение арктического типа фауны

Судя по современному распространению элементов арктической орнитофауны, можно полагать, что главнейшая часть ее развивалась в области исчезнувшей Беринговой суши вместе с северо-восточной Азией и северо-западной Америкой. До недавнего времени было принято считать, что фауна Арктики образовалась за четвертичный период. На самом же деле кажется весьма мало вероятным, чтобы такой яркий комплекс фауны, изобилующий резко выраженными родами и имеющий даже эндемичные семейства, мог дифференцироваться за столь краткий геологический период. Насколько нам известно по данным палеонтологии, эволюция птиц идет медленным темпом, и для выделения особых родов требуется срок по крайней мере с середины третичного периода. Весьма интересно, что по недавно выдвинутой теории передвижения полюсов именно в миоцене суша северного полушария впервые попала под влияние арктических условий и именно в районе Берингии. Таким образом, фауна Арктики в этих местах уже давно развивалась и лишь значительно позднее, во время четвертичного ледникового периода, стала расселяться более широко.

Конечно, орнитофауна, возникшая хотя бы в миоцене, не может считаться древней. Поэтому надо полагать, что птицы Арктики дифференцировались от птиц прочих зон и что эти связи, хотя бы частично, и до сих пор еще заметны. Что касается морских и вообще водоплавающих птиц, то почти не удается установить эту связь, вероятно, потому, что эти виды уже издавна населяли арктический бассейн. Сухопутные же птицы Арктики в значительной степени обнаруживают связи с другими зонами. Так, например, некоторые циркумполярные виды относятся к группам, богато представленным в бореальной зоне Северной Америки. Интересно, что эти птицы американского происхождения выделились в особые роды, следовательно, давно уже развивались в арктических условиях.

Другие виды Арктики обнаруживают связь с пустынно-степной полосой Центральной Азии. В противоположность связи с Америкой эта связь должна считаться недавней, так как в данном случае в Арктике образовались лишь свои подвиды или, в лучшем случае, виды. Из этого можно заключить, что фауна Арктики обогатилась формами степного происхождения в довольно позднее время, вероятнее всего в течение ледникового периода, когда в восточной Сибири, оледеневавшей только по хребтам, господствовал открытый ландшафт, смыкавшийся с монгольской степью. Данные палеонтологии подтверждают такое предположение.

Современное распространение орнитофауны Арктики в общем совпадает с распространением арктической флоры. В полосе лесотундры мы встречаем разные комбинации из элементов Арктики с бореальными элементами. Кроме того, отдельные элементы Арктики встречаются в субальпийской и альпийской зонах гор северной части Пале-



Арктики. В Скандинавских горах, в северных частях Верхоянского хребта и в горах Камчатки эти элементы еще довольно многочисленны, но убывают по направлению к югу и не выходят за пределы линии Пиренеи — Альпы — Тарбагатай — Хангай — Кэнтэй. На Кавказе и Тянь-Шане они отсутствуют.

## II

К Арктике примыкает зона тайги или сибирский тип фауны. Принадлежность этого фаунистического комплекса к Палеарктике несомненна, хотя он хорошо характеризуется как зоогеографически, так и экологически. От Арктики занимаемый данным типом фауны район резко отличается господством лесов. Между тем как в Арктике преобладают морские и прибрежные птицы, здесь явно господствуют сухопутные виды и особенно характерны дендрофильные формы. Эти последние и должны быть положены в основу зоогеографической оценки сибирского типа фауны. В восточной Сибири, где данный тип фауны достигает наибольшего развития, насчитывается 55 видов и 2 резко выделившихся подвида дендрофильных птиц, характерных для тайги. Эти формы представляют собой основной комплекс гнездящихся в тайге птиц. Однако, такое большое число таежных птиц мы встречаем лишь в восточной Сибири. По направлению к западу количество их постепенно убывает, так что до Скандинавии из их числа доходит всего 23 вида. Интересно также отметить, что таежная фация распространена в восточной Сибири на юг до границы Монголии, между тем как по направлению к западу южная граница ее уходит во все более высокие широты. Таким образом, на крайнем западе таежные формы идут на юг (и то лишь в незначительном количестве) не далее Полесья и восточной Пруссии. Однако после перерыва некоторые таежные птицы опять встречаются в горных лесах средне-европейских возвышенностей (от Шварцвальда через Альпы до Балкан и Карпат) и в Пиренеях, причем для Альп их известно 12 видов, для Пиренеев — 7 видов. Совсем слабые отголоски орнитофауны тайги мы находим на Кавказе и даже в горах Крыма, между тем как Тянь-Шань имеет опять несколько большее количество таежных видов (всего 6).

Из вышесказанного явствует, что элементы орнитофауны тайги находят наибольшее развитие в восточной Сибири и распространяются оттуда на запад с постепенно убывающей видовой численностью. При этом даже на крайнем западе, в Пиренеях, немногие гнездящиеся таежные птицы относятся к общей фауне тайги, так богато развитой в восточной Сибири. Эндемизма в западных частях тайги почти нет вовсе. Таким образом, мы можем рассматривать птиц тайги как единый и весьма цельный и характерный орнитофаунистический ком-





Карта 2. Распространение сибирского типа фауны

плекс, имеющий центр распространения в восточной Сибири. Эта типичная таежная фауна, хотя своими отдельными элементами и проникает далеко на запад, в область европейского широколиственного леса, но остается совершенно чуждой фауне последнего и никаких связей с ней не имеет.

С какими же фаунистическими типами обнаруживают связи птицы тайги? Вне всякого сомнения некоторые резко выделившиеся виды могут считаться автохтонами Сибири, главным образом ее восточной части. Их всего 13. Другие формы обнаруживают явную связь с орнитофауной китайского типа и именно смешанных лесов Манчжурии и высокогорных хвойных лесов Западного Китая и Гималаев. Наконец, целый комплекс форм орнитофауны тайги обнаруживает тесную связь с формами, типичными для бореального леса (тайги) Северной Америки. Весьма интересно, что виды, имеющие связь с Северной Америкой, являются наиболее характерными и распространенными формами орнитофауны тайги. Почти все они распространены до Европы. Между тем упомянутые ранее формы, имеющие связи с Китаем, за одним исключением, встречаются лишь в Сибири, главным образом в южных ее частях. Далее следует упомянуть, что почти все виды, имеющие связь с Северной Америкой, в своем распространении ограничены настоящей тайгой и лишь немногие заходят горами в Китай; ни один из них не имеет родственных связей с китайской или какой-нибудь другой более южной фауной. При этом многие из евразийско-американских таежных форм успели выделиться в особые роды, что указывает на длительное их развитие в своеобразных условиях. Еще более интересно, что некоторые группы таежных птиц выделились даже в особые семейства.

Из вышеприведенных данных явствует, что связь тайги Старого Света с американской достаточно тесна и глубока. В распространении же таежных элементов обнаруживается определенная закономерность, сходная с той, что была уже замечена для Арктики, но еще более выраженная. Именно, в восточной Сибири и северо-западной Америке имеется наибольшее количество таежных элементов, которые оттуда, постепенно убывая в количестве, распространяются на запад и восток. Из такого своеобразного распределения мы можем сделать вывод, что и фауна тайги в наиболее характерной своей части возникла в районе бывшего соединения северо-восточной Азии и северо-западной Америки. Историю формирования этого типа фауны можно себе представить следующим образом. Как нам известно по данным палеоботаники, в Европе и восточной части Северной Америки в палеогене был тропический и подтропический климат. Между тем в северо-западной Америке и северо-восточной Азии, да и вообще в Сибири, за весь третичный период климат был не теплее умеренного. Такое несоответствие третичных климатических условий современному рас-

положению широт заставляет нас предполагать, что полюсы некогда были расположены иначе и, только постепенно перемещаясь, заняли свое современное положение. В частности, в начале третичного периода северный полюс предположительно находился в северной части Тихого океана. В это время в Сибири, по крайней мере в южных ее частях, преобладал широколиственный лес типа, свойственного современному Китаю. Одновременно на крайнем севере Сибири и в северо-западной Америке господствовал смешанный лес с разнообразным составом хвойных пород. Предположительно эта область вместе с затонувшей Беринговой сушей и являлась первоначальным местом развития главной части орнитофауны тайги. Впоследствии, когда северный полюс стал постепенно приближаться к упомянутой области и наконец перешел через нее, впервые стала образовываться фация хвойного леса, а затем тундра, между тем как лес должен был отступить в западном и восточном направлениях. Затем, в более недавнее время, произошло, повидимому, еще раз смыкание сибирской тайги с американской, на что явным образом указывает существование ряда общих видов в тайге обоих континентов. Наконец, еще позднее произошел опять разрыв между сибирской и американской тайгой, что продолжается и ныне.

Таким образом, главная часть орнитофауны тайги является и для восточной Сибири дериватом, пришедшим сравнительно недавно с северо-востока. При надвигании тайги автохтонная восточносибирская фауна (китайского типа) в главной своей части была вытеснена, частично же приспособилась к новым условиям. В первую очередь могли приспособиться виды, ныне характерные для высокогорных лесов Китая. Несомненно, хвойные леса данного типа в течение третичного периода покрывали также и горы южной Сибири. Так как в экологическом отношении они напоминают тайгу, то при наступлении последней элементы ее фауны скорее всего могли влиться во вновь образовавшиеся биоценозы.

Такова предположительная история орнитофауны тайги и ее расселения, как ее возможно установить по наиболее характерным для данной зоны дендрофильным видам. Что касается видов, не связанных экологически с лесом, то в их распространении мы можем усмотреть те же закономерности, лишь менее ярко выраженные.

В заключение описания сибирского типа фауны следует отметить весьма резкое его отграничение от типа фауны европейских широколиственных лесов. Нет ни одного вида, который был бы одинаково типичен для тайги и европейских широколиственных лесов, но отсутствовал бы в других местах, объединяя своей областью распространения эти два типа фауны. Отсутствие малейшей прямой связи между этими типами фауны является фактом первостепенного значения. Из этого видно, что эволюция каждого из них шла самостоятельно и



лишь впоследствии произошло частичное взаимопроникновение форм того и другого типа.

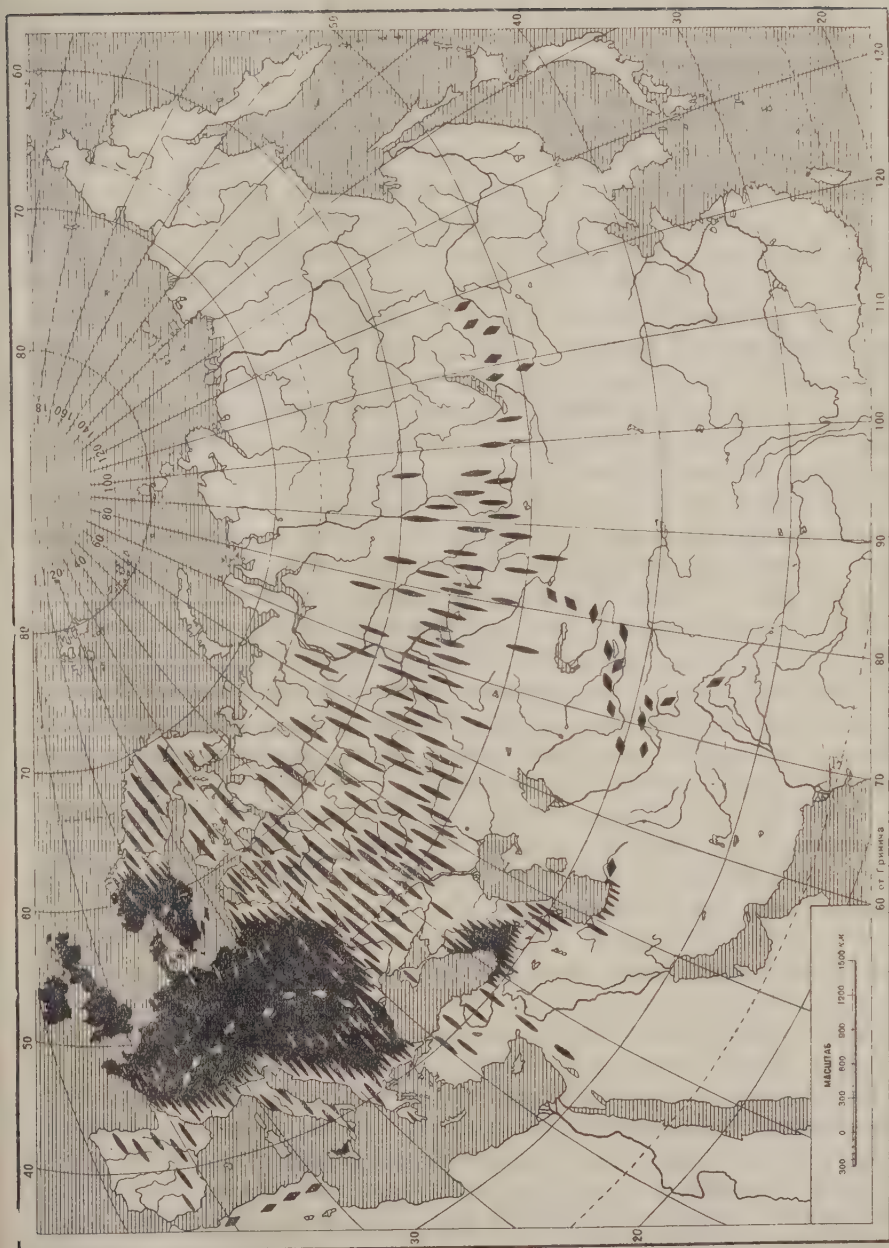
### III

Следующее место среди первостепенных зоогеографических подразделений Палеарктики занимает европейский тип фауны, имеющий центром своего развития область европейского широколиственного леса. О резком отграничении ее от фауны тайги выше уже упоминалось. Наиболее характерные виды европейского типа фауны тоже являются дендрофильными формами, но относятся к более южным группам, частично же связаны не с самим лесом, а скорее с опушками и кустарниками. Таких видов насчитывается всего 51, к которым прибавляется еще 7 видов, экологически не связанных с лесом, но имеющих сходные ареалы.

Распространение всех этих форм в общих чертах следующее. Все они типичны для Средней, частью также для Южной Европы и оттуда расходятся, постепенно убывая в количестве видов по направлению к северу и востоку. При этом по направлению к востоку северная граница их ареалов понижается. Таким образом, получается картина, как раз обратная распространению тайги. Общая граница между обоими типами фауны идет по диагонали, и если северо-восточная часть Европы населена главным образом таежными видами, то в лесостепной части юго-западной Сибири преобладают виды европейского типа. Весьма важно то обстоятельство, что все виды данного типа встречаются также и в Западной Европе; иначе говоря, далее к востоку эндемиков нет. Что касается восточных границ ареалов данных видов, то они проходят следующим образом. Одни виды являются эндемиками Западной Европы, другие доходят до разных частей Украины. Группа видов распространена до южного Урала или до Оренбурга, другая доходит до Зауралья. Ряд видов довольно широко распространен в юго-западной Сибири, причем одни идут до Акмолинска, другие до Омска, до Приалтайских степей, до Алтая, Барнаула или Томска. Далее, некоторые виды южной Сибири идут до Красноярска или Иркутска и, наконец, совсем немногие, до южного Забайкалья (Верхнеудинска, Читы и Сретенска).

Что касается северной границы распространения данных видов, то она, как правило, понижается с запада на восток. При этом восточная часть ареала их распространения выклинивается углом в юго-восточной части Европы, в юго-западной Сибири, у южного Байкала или продолжается узкой, частью прерванной лентой вдоль южного Забайкалья. Многие виды, распространенные в Скандинавии до 65° с. ш. или еще дальше на север, доходят в пределах западной части Союза примерно до Ленинграда. Интересно отметить, что как раз у восточной оконечности Финского залива находится северная граница рас-





Карта 3. Распространение европейского типа фауны

пространения дуба, встречающегося здесь лишь изредка в виде отдельных деревьев среди господствующей тайги. Далее к востоку северная граница распространения всех этих видов сильно снижается, как это было уже описано. Другие виды идут в восточной Европе дальше на север, до Карелии, частью до Архангельска, но и у них северная граница распространения по направлению к востоку снижается. Такова закономерность распространения видов европейского типа. Однако есть еще несколько видов явно западного типа, не вполне подходящих к общей схеме. Эти формы широко распространены в Европе, между тем как в Сибири занимают главным образом северные широты. Очевидно, данные формы западного происхождения весьма жизнеспособны и к тому же эврибионтны. В противоположность другим видам европейского типа, мало приспособленным к условиям жизни в Сибири, они, повидимому, в данное время расселяются, причем, идя по линии наименьшего сопротивления, в первую очередь заселяют северные части Сибири.

Как уже было указано, европейский тип фауны резко отличается от тайги. Нет ни одного вида, общего у тайги с широколиственным лесом. Лишь транспалеаркты населяют как тайгу, так и широколиственный лес, но этим данные типы фауны объединяются лишь как части Палеарктической области. Прямых же связей между ними нет вовсе. Зато определенная связь обнаруживается между орнитофауной европейского типа и весьма отдаленной области, а именно Китая и Манчжурии, минуя тайгу. Таким образом, у ряда форм имеется по два изолированных один от другого ареала, причем западные виды замещаются на востоке либо подвидами, либо близкими видами. Всего таких пар-форм имеется десять. В распространении их намечается закономерность, общая с видами европейского типа: северная граница ареалов, по направлению с запада на восток, т. е. к месту разрыва ареала, сильно понижается.

Вне всякого сомнения область распространения ныне изолированных форм раньше была сплошной, протягиваясь от Европы до Дальнего Востока, и только впоследствии, при ухудшении климатических условий и наступании тайги, произошли разрывы ареалов. При этом следует иметь в виду, что Сибирь с юга ограничена пустынной нагорной Азией, так что отступление вышеупомянутых форм к югу было невозможно. Повидимому, эти разрывы ареалов произошли к началу ледникового периода, когда теплолюбивая фауна должна была отступить из большей части северной Палеарктики. Затем, после конца ледникового периода, произошло вновь частичное расселение, вследствие чего разрывы ареалов сильно сузились. При этом, в зависимости от обстоятельств, то западная, то восточная популяция расселялась более энергично. Затем, после известного климатического оптимума (повидимому, совсем недавно), наступило опять похолода-

ние и в связи с этим расширение дисъюнкций ареалов. По крайней мере на это указывает то обстоятельство, что данные виды на границах разрывов редки и спорадичны.

Другие тринадцать видов, общие для Европы и Китая, имеют сплошные ареалы, но северная граница их распространения в Сибири весьма сильно снижается и в восточной Сибири чаще всего проходит через южное Забайкалье, между тем как она в Европе приближается к Финскому заливу. В общем можно сказать, что все эти виды, будучи широко распространенными в области широколиственных лесов Европы и восточной Азии, избегают сплошную тайгу или не могут приспособиться к климатическим условиям, благоприятствующим развитию тайги, что в сущности приводит к одним и тем же результатам — к понижению северной границы в Сибири. Таким образом, только что перечисленные виды по своему распространению принципиально мало отличаются от видов с разорванным ареалом и вместе с ними относятся к элементам, связывающим орнитофауну европейского типа с китайской. Однако, эта связь не может быть названа глубокой и не сглаживает коренной разницы между столь отдаленными друг от друга типами фауны. Правда, немногие виды еще обнаруживают связь с фауной Гималаев, но в главной части типичной европейской фауны ничего подобного усмотреть нельзя.

С другой стороны, следует отметить, что существует определенная связь между орнитофаунами европейского и средиземноморского типов. Правда, при поверхностном сравнении эту связь легко можно переоценить. Не встречаются в пределах Средиземноморья лишь одиннадцать из типичных видов европейского типа. Остальные распространены на юг по крайней мере до Средиземноморья, чаще же до северной Африки, или идут еще далее на юг. Эти виды, будучи типичными для Европы, являются лесными формами и населяют в районе Средиземного моря тоже лишь лесные массивы, но так как в данном районе леса занимают сравнительно небольшие площади, то и вышеупомянутые лесные виды должны считаться для него не характерными. Более того, можно сказать, что леса южной Европы, северной окраины Африки, Малой Азии и Кавказа населены по преимуществу видами, характерными для европейских широколиственных лесов. Весьма немногие виды этих лесов не встречаются дальше к северу, но и из них часть широко распространена в тропиках и лишь заходит в Палеарктику. Во всяком случае ясно, что эти виды не изменяют общего облика орнитофауны лесов Средиземноморья. Таким образом, мы принуждены отнести орнитофауну лесов средиземноморских побережий, а также Малой Азии, Кавказа, Закавказья и, в частности, Талыша и северного Ирана, к европейскому типу фауны.

Как видно, присутствие видов европейского типа в лесах вокруг Средиземного моря должно быть отнесено к разряду взаимопрони-



кновения элементов и нисколько не сближает европейскую фауну с средиземноморской. Однако такая связь все-таки существует. Ряд видов, типичных для европейских широколиственных лесов, мирится также с кустарниками, занимающими значительные площади в Средиземноморьи. С другой стороны, в Средиземноморьи находится область наибольшего расцвета ряда групп, имеющих отдельных представителей в составе европейской орнитофауны.

Теперь остается еще вопрос о происхождении и истории развития европейской орнитофауны. Несомненно, фауна европейских широколиственных лесов в главной своей части автохтонна. Особенно древней ее, повидимому, считать нельзя, так как еще в олигоцене в Европе были в значительном количестве представлены птицы, встречающиеся ныне только в Америке. С миоцена в Европе преобладает орнитофауна азиатского типа, которая с тех пор, повидимому, развивалась более или менее на месте, приспосабливаясь к постепенному охлаждению климата. С периодом альпийской складчатости открылся путь для проникновения китайской нагорно-лесной фауны (через Гималаи) в Европу и, повидимому, некоторые виды фауны им воспользовались. Четвертичный период является для европейской орнитофауны временем наибольших миграций. Громадное оледенение заставило ее отступить далеко к югу и сконцентрироваться в районе Средиземного моря. После конца ледникового периода произошло обратное расселение европейской орнитофауны к северу, но здесь она столкнулась с лучше приспособленной к холодному климату фауной тайги, которая заняла часть бывшей ее области. Так как разные виды имеют разную степень приспособляемости, то стало происходить взаимное проникновение элементов тайги и европейского леса. Вместе с тем элементы европейского типа могли заселить юго-западную Сибирь, не занятую тайгой. Последовавшее затем потепление климата дало возможность ряду видов птиц вместе с широколиственным лесом (следы которого найдены во многих местах в послеледниковых отложениях) распространиться вдоль южной Сибири до Дальнего Востока. Наконец, недавнее похолодание климата, продолжающееся, повидимому, и поныне, заставило эти виды частично опять отступить, что привело их к современному странному распространению в южной Сибири в виде узкой, иногда прерывающейся полосы.

#### IV

Средиземноморский тип фауны занимает в основном южную окраину Европы, северную часть Африки с Аравией и Переднюю Азию. Характерным для данных мест является господство открытого ландшафта и, в связи с этим, птицы средиземноморского типа представлены преимущественно пустынными, степными и кустарниковыми обитателями.





Карта 4. Распространение средиземноморского типа фауны

Вместе с тем до области, занятой средиземноморским типом фауны доходят некоторые преимущественно тропические виды, не встречающиеся в прочих частях Палеарктики. Основной же чертой орнитофауны средиземноморского типа является ее ксерофильность. Таких видов всего можно отметить 88. Из них эндемиками средиземноморского типа фауны являются 72 вида, между тем как остальные 16 видов, встречаясь в пределах Палеарктики только в Средиземноморьи, более или менее широко распространены вне ее еще в степях Африки или южной Азии. Кроме того, два широко распространенных вида в Средиземноморьи широко представлены своими резко выделившимися группами подвидов. В дальнейшем следует отметить, что ряд видов, отсутствуя в более северных частях Палеарктики, широко распространен в пустынях как Средиземноморья, так и Центральной Азии.

Впрочем, не одни ксерофильные виды являются характерными для средиземноморского типа фауны. Сюда входят также виды, так или иначе связанные с водоемами. Из них эндемичны для Средиземноморья 10 видов. Другие виды, кроме Средиземноморья, населяют также тропические части Африки и Азии, иногда также Нового Света. Они частью принадлежат к явно экзотическим группам и лишь заходят в Палеарктику. Таких видов не насчитывается больше двух десятков.

Как видно, средиземноморский тип фауны характеризуется громадным количеством форм. При разнообразии видового состава данного типа фауны и при величине площади, занимаемой им, вполне естественно, что здесь наблюдается некоторая неравномерность в распределении характерных форм. В частности, эндемики сгруппированы не вокруг одного центра, как мы это наблюдали в орнитофауне тайги и европейского широколиственного леса, а рассеяны на всей площади южной Европы, северной Африки и передней Азии. Так например, есть виды, эндемичные для Канарских островов, или для островов Зеленого Мыса. Ряд видов (всего 12) типичен для западной части Средиземноморья, доходя на восток чаще всего до Италии и Триполи, причем некоторые из них населяют лишь северную Африку. Один вид населяет только острова западной части Средиземного моря, другой распространен от крайнего запада Средиземноморья до Малой Азии и Кипра. Некоторые виды распространены от Балканского полуострова через Малую Азию до Закавказья, частично до Сирии; и Палестины, другие до Ирана. Далее есть виды, распространенные от Италии до Белуджистана, от Венгрии до Афганистана, от Малой Азии до Афганистана, от Балканского полуострова до Сирии и Тянь-Шаня, от Малой Азии до Персидского залива. Другие виды в западной части своего ареала не выходят за пределы Африки. Из них одни распространены от Ливийской пустыни до Белуджистана, другие от Египта до Белуджистана и Средней Азии. Затем следуют виды, распространен-

ные от Палестины по Белуджистану и Средней Азии, от Аравии через Иран до южных частей Средней Азии, и наконец формы, населяющие Иран, Афганистан, Белуджистан и Среднюю Азию, частично же в пределах данных мест распространенные еще значительно уже.

Относительно последних форм возникает весьма естественный вопрос: можно ли их вообще относить к элементам средиземноморской фауны? Ареалы их лежат действительно далеко к востоку от Средиземного моря, но виды эти являются ближайшими родственниками форм, распространенных более широко в Средиземноморьи, или же относятся к группам, наиболее богато представленным в Средиземноморьи. Кроме того, имеется еще весьма много эндемичных средиземноморских видов, охватывающих в своем распространении чрезвычайно большие территории. Вполне понятно, что эти широко распространенные виды являются доминирующими в фауне Средиземноморья, так что и для характеристики ее они должны иметь первостепенное значение. И именно эти широко распространенные средиземноморцы в большинстве случаев распространены на восток до ареалов вышеупомянутых спорных видов.

Из 39 широко распространенных средиземноморских форм лишь 1 на восток не выходит за пределы Африки, 1 идет на восток до Закавказья, 1 — до Черного моря, 3 — до Палестины, 1 — до Аравии, 1 — до Месопотамии, 1 — до Каспийского моря. Остальные 30 видов либо доходят до Афганистана и Средней Азии, либо идут еще дальше на восток. Так как, кроме того, из ранее упомянутой группы эндемиков восточного Средиземноморья многие виды распространены до Белуджистана, Афганистана и Средней Азии, то нужно признать, что в данных местах, выделяемых большинством современных зоогеографов в самостоятельный зоогеографический район (под названием „Афгано-Туркестанской“ провинции или „Туранской“ подобласти), весьма широко представлены, частью же явно преобладают, элементы орнитофауны средиземноморского типа. При весьма слабом эндемизме для данного района весьма определенно должно быть отмечено проникновение элементов более восточных типов фауны, китайского, монгольского и, отчасти, тибетского, что будет подробно описано в дальнейшем. Это проникновение восточных элементов в Афганистан, Белуджистан и даже Иран придает орнитофауне данных стран своеобразный отпечаток, отличающий их довольно резко от чисто средиземноморской орнитофауны более западных стран. Однако, мы здесь видим лишь взаимопроникновение или наложение элементов различных типов, что характеризует „туранскую“ орнитофауну как сугубо переходную. Из этого следует, что „туранская“ орнитофауна ни в коем случае не может быть признана за самостоятельную зоогеографическую единицу.

Так как к „Туранской“ подобласти до сих пор относили и Среднюю Азию, то необходимо будет отдельно остановиться на средне-



азиатской орнитофауне. Как и в более южных частях Туранской подобласти, здесь имеется некоторое количество эндемичных видов, всего 10. Однако, из них 3 вида имеют тесные родственные связи с элементами средиземноморской орнитофауны, 2 вида относятся к чисто монгольским группам, 1 имеет определенно китайское родство, 1 чрезвычайно близок к представителям европейской фауны. Из остальных 3 эндемиков лишь 1 резко выделился, представляя собой особый род.

Этот эндемизм Средней Азии, однако, тонет среди многочисленных элементов разного происхождения. И на первом месте здесь стоят опять-таки элементы средиземноморского типа. Из широко распространенных средиземноморских элементов населяют Среднюю Азию (главным образом ее низменные части) 26 видов, к которым прибавляются еще 12 видов восточного Средиземноморья. Если к этому прибавить еще виды, характерные в пределах Палеарктики именно для средиземноморского типа фауны, хотя и распространенные вне ее (в тропических странах) более или менее широко, то становится ясным, что и в Средней Азии господствующим элементом орнитофауны должен быть назван средиземноморский. Так как видов последнего типа в Средней Азии насчитывается 19, то в общем средиземноморский тип фауны здесь характеризуется 57 видами птиц. Правда, некоторые из этих видов населяют лишь южную часть Средней Азии, но большая часть распространена в данной стране широко. В остальном орнитофауна Средней Азии состоит из элементов монгольского, китайского, тибетского и европейского типов фауны. К последнему типу относятся 27 видов, из которых часть связана экологически с лесом и составляет основу орнитофауны немногих лесов Средней Азии, что вполне сходно с тем, что было раньше указано для лесов Средиземноморья. Некоторые виды поднимаются в горы и избегают жарких низин. Во всяком случае из вышесказанного ясно, что орнитофауна Средней Азии является сборной и ни сама по себе, ни с присоединением Ирана, Афганистана и Белуджистана не может быть признана как самостоятельная зоогеографическая единица.

Что же касается элементов средиземноморского типа, то они к востоку от Средней Азии быстро уменьшаются в количестве, так что получается довольно резкая смена наиболее ярких представителей орнитофауны. Наибольшее количество средиземноморских видов мы встречаем еще в Кашгарии и бассейне Тарима, где их насчитывается всего 8, к которым прибавляются еще представители двух характерных средиземноморских групп подвидов. Из этих форм восточнее бассейна Тарима идут 9, из которых 2 доходят до северо-западной Монголии, 2 до Гобийского Алтая, 1 до Алашаня и 2 до северо-восточной Монголии.

На север элементы средиземноморской орнитофауны идут до средней Франции, в незначительном количестве до Англии и южной Германии. Далее элементы средиземноморского типа появляются в сте-



пах Венгрии и Европейской части СССР, где мы находим 14 видов. Из них 3 формы распространены на север до границы черноземной полосы, 1 форма доходит до Москвы. Далее к востоку отдельные средиземноморские виды встречаются в юго-западной Сибири. Так например, до Чалкар-Тениза и Тургая идут 8 видов, до западной окраины Алтая и Зайсана — 5 видов.

Таким образом, мы видим, что средиземноморский тип фауны, весьма богатый по своему видовому составу, занимает громадную площадь. Фауна эта в высшей степени своеобразная и, нужно полагать, развивалась самостоятельно в течение долгого времени. Связи у данной фауны намечаются в двух направлениях: с Европой и центральной Азией. Европейско-средиземноморская связь касается главным образом дендрофильных видов и была уже отмечена ранее. Что же касается связи с центральной Азией, то о ней можно сказать следующее. Некоторые из пустынных видов Средиземноморья предположительно происходят из центральной Азии, где имеется большое количество близких форм. С другой стороны, виды явно средиземноморского типа имеют в Центральной Азии отдельных родственников, попавших туда вторично. Кроме того, ряд видов, главным образом степных и горных, является общим для Средиземноморья и Монголии. Однако, если принять во внимание богатство средиземноморского эндемизма, то эти связи с Монголией окажутся не слишком тесными. Это отсутствие единства между фаунами Монголии и Средиземноморья может на первый взгляд показаться удивительным: ведь тут и там преобладает открытый ландшафт со степями и пустынями. Однако разница между этими двумя областями все же весьма резкая. Средиземноморские пустыни — низменные и жаркие, монгольские — нагорные и холодные. Средняя Азия по своим условиям представляет собой нечто среднее. Она расположена севернее, чем страны, непосредственно прилегающие к Средиземному морю, но равнинные ее части несравненно более низменные, чем Монголия. Вследствие этого климат Средней Азии значительно мягче климата Монголии, что дает возможность здесь выживать значительному количеству средиземноморских элементов. Далее к востоку наибольшее количество средиземноморских видов встречается, как уже было указано, в бассейне Тарима. И здесь мы видим сравнительно небольшую приподнятость страны и несколько менее суровый климат, чем в Монголии.

Однако, если разница в современных экологических условиях между Средиземноморьем и Монголией препятствует взаимному проникновению элементов того и другого типа, то она еще не объясняет той большой разницы между фаунами Средиземноморья и Монголии, которую мы отметили. Вне всякого сомнения, эти две фауны — не единого происхождения, а развивались самостоятельно. Средиземноморье представляет собой, повидимому, древний и весьма мощный очаг ксерофильной

фауны. При этом, конечно, возможно, что центр распространения пустынь и степей в зависимости от изменений климата продвигался то к югу, то к северу. Однако, это не мешает тому, что фауна средиземноморского типа в основной своей части является автохтонной. На древность ксерофильной орнитофауны в западной Палеарктике указывает между прочим тот факт, что уже в раннетретичных отложениях Франции найдены остатки столь специфически пустынных птиц, как *Otis* и *Pterocles*. Что же касается передвижения зоны пустынь к северу или югу, то в современной фауне есть указания как на первое, так и на второе. Нахождение в Средиземноморьи тропических элементов в виде изолированных колоний указывает на былое проникновение эфиопской фауны далее к северу. Это проникновение столь давнее, что изолированные с тех пор эфиопские реликты успели преобразоваться в особые виды. С другой стороны, нахождение в северной Африке видов более северного типа указывает на былое более южное распространение этих северных элементов. Так как африканские реликты этого типа отделились в лучшем случае до степени подвида, то нам приходится оценивать их как результат недавнего расселения, вероятно, во время ледникового периода.

## V

Монгольский тип фауны характеризуется еще большей ксерофильностью, чем предыдущий. Если между птицами, типичными для Средиземноморья, имеется не мало форм, связанных с кустарниковой растительностью, то здесь все без исключения эндемики являются степными и пустынными формами. Вместе с тем орнитофауна монгольского типа отличается чрезвычайной бедностью видового состава, что может считаться прямым следствием тех суровых условий холодной высокой пустыни, к которым ей пришлось приспособиться. Характерных птиц монгольского типа как настоящих эндемиков, так и выходящих за пределы самой Монголии всего имеется 21 вид. К ним прибавляется 1 вид, общий для Монголии и Средней Азии, и 1 вид, распространенный от Монголии до Кипра и относящийся к средиземноморской группе. Кроме того, для орнитофауны Монголии типичны еще формы, одинаково широко распространенные и в Средиземноморьи. Таких видов всего 21. Весьма знаменательно, что эти общие формы, тонушие среди богатой фауны средиземноморского типа, представляют собой весьма значительную часть орнитофауны Монголии. Наконец, для Монголии типичен еще ряд видов, широко распространенных также в Тибете. Их всего 7.

Этот своеобразный комплекс орнитофауны определенно господствует в Монголии, выходя в отдельных элементах в большей или меньшей степени за ее пределы. Граница между Монголией и Тибетом



Карта 5. Распространение монгольской фауны



топографически весьма резко выражена, да и между соответствующими типами фауны переходов почти не наблюдается. Отдельные монгольские виды населяют лишь Цайдам, далеко не столь высокий, как Тибетское нагорье.

На востоке, по направлению к Китаю, граница распространения орнитофауны монгольской степи более сложная. Так как здесь сталкиваются два резко различных ландшафта, степной и лесной, то взаимопроникновение элементов упомянутых типов фауны связано с проникновением островов степи в лесную зону, и обратно. Монгольский тип фауны еще всецело господствует в Алашане и Ордосе, между тем как в северном Ганьсу, Шанси и Чжили, где преобладает лесостепь, встречаются уже далеко не все элементы, типичные для монгольских степей. Все же в упомянутых местах можно найти 8 монгольских видов. Некоторые из них проникают даже далеко в глубь Китая. Далее к северу многочисленные монгольские элементы проникают в юго-западную и центральную Манчжурию, отдельные степные виды доходят даже до среднего течения Амура (Зазейская равнина) и до оз. Ханка.

Приблизительно такую же картину мы видим у северной границы Монголии, т. е. там, где степь сталкивается с тайгой. Здесь граница между двумя названными ландшафтами всецело зависит от рельефа: по хребтам тайга тянется далеко на юг, между тем как по долинам и равнинам проходит языками степь. Так например, в юго-восточном Забайкалье между Ононом и Аргунью, сплошная степь доходит до 51° с. ш., далее же к западу лесостепь доходит почти до устья Селенги, между тем как по Кэнтею и Хангаю тайга простирается далеко на юг. Далее на запад граница сплошной степи проходит по хребту Танну-ола и доходит до юго-восточного Танну-Туве Алтая, между тем как вдоль Монгольского Алтая тайга клином выдается в пустыню. Далее к северу, среди тайги находятся отдельные острова степи и лесостепи. Так например, от Нерчинска к северу тянется обширный степной остров, около Читы находится небольшое степное пятно, в районе Байкала имеется степь по среднему течению р. Баргузина и на острове Ольхон. Далее на запад имеется обширное пространство лесостепи, тянувшееся от Иркутска до верховьев Лены (так называемая Братская степь), затем лесостепь западного Танну-Туве, района Минусинска, откуда отдельные пятна открытого ландшафта тянутся до Красноярска. К западу от Красноярска отдельные степные пятна постепенно смыкаются с западносибирской степью. Что касается орнитофауны монгольского типа, то она у северной окраины сплошной степи представлена еще довольно полно. Так например, в юго-восточном Забайкалье гнездятся 22 степных вида. Сравнительно много степных форм имеется также в Танну-Туве, но здесь отсутствуют виды, связанные с пустынями и полупустынями. Далее к северу количество



степных видов быстро уменьшается. Однако, в Нерчинской степи еще гнездятся 7 степных форм, в районе Читы — 3, в Баргузинской степи — 2, в районе Красноярска — 4 вида. Впрочем, отдельные степные виды спорадично распространены еще далее к северу до Витимского нагорья и северного Байкала, встречаясь в совсем непривычной для них обстановке. Это явные реликты недавнего более широкого развития степей.

На запад значительная часть элементов монгольского типа доходит до Средней Азии. При этом количество их с востока на запад убывает, и, кроме того, некоторые монгольские виды в Средней Азии населяют лишь большие высоты, между тем как средиземноморские элементы придерживаются больше всего низин. Чисто монгольских видов в Средней Азии насчитывается 13, к которым прибавляются еще 4 монголо-тибетских вида. Кроме того, в Средней Азии имеются еще 2 формы, выделившиеся в особые виды, но относящиеся к группам, весьма типичным для Монголии. Как видно, абсолютное число видов монгольского типа в Средней Азии значительно уступает количеству средиземноморских видов (которых в Средней Азии насчитывается 57). Однако некоторые из видов монгольского типа являются чрезвычайно характерными для среднеазиатского ландшафта. К тому же виды, встречающиеся в Средней Азии, хотя по абсолютному количеству и немногочисленны, но составляют большую часть видов монгольского типа вообще. Таким образом монгольское влияние на орнитофауну Средней Азии должно быть названо значительным. Правда, не все монгольские виды распространены через всю Среднюю Азию. Некоторые из них идут на запад лишь до Тянь-Шаня, другие населяют только горные восточные районы, третьи — только северную половину Средней Азии, так что в юго-западной части ее гнездится не больше половины вышеуказанного количества видов. Зато некоторые монгольские виды выходят на запад за пределы Средней Азии. Так например, в Малой Азии, встречается еще 5 монгольских видов, до Палестины — 3 вида, до Египта — 2 вида, между тем как в северо-западной Африке в виде изолированной колонии встречается 1 вид монгольского типа.

В северном и северо-западном направлении отдельные элементы монгольского типа тоже далеко выходят за пределы Средней Азии. В степях крайнего юго-запада Сибири встречаются 7 видов. В степях юго-восточной Европы широко распространены только 2 вида монгольского типа, но оба идут на запад до Дунайской низменности, а один из них на север даже до Тулы и Рязани. Кроме того, 2 вида находят предел своего распространения на крайнем юго-востоке европейской части Союза. В общем ясно видно, что количество видов монгольского типа в юго-западной Сибири больше, чем в европейских степях, и по направлению с востока на запад постепенно убывает.

Здесь уместно пояснить, что представляют собой в фаунистиче-

ском отношении степи восточной Европы и западной Сибири. Ранее уже было указано, что элементы европейского типа, населяя в пределах Союза в наибольшем количестве Украину, проходят в значительной части и в юго-западную Сибирь. Так как элементы орнитофауны упомянутого типа являются большей частью дендрофильными, то они населяют лесостепные пространства, островные леса или хотя бы группы кустарников среди степей. Открытые же степные пространства населены элементами разного происхождения. Раньше уже было указано, что элементы средиземноморского типа в некотором количестве населяют степи Европейской части Союза, но заходят также и в юго-западную Сибирь. При этом в украинских степях встречаются 14 видов, в юго-западной Сибири — лишь 8 видов средиземноморского типа. Монгольских элементов, как мы сейчас видели, в юго-западной Сибири имеется 7 видов, в юго-восточной Европе — 4 вида, несколько далее к западу — всего лишь 2 вида. Далее, вышеупомянутые степи населены также 12 видами, общими для Средиземноморья и Монголии, к которым на крайнем юге прибавляются еще 3 вида. Таким образом, мы видим, что в европейских и западносибирских степях наиболее богато представлены виды общие для Средиземноморья и Монголии, затем идут средиземноморские и, наконец, монгольские виды. Помимо этого, в указанных степях есть еще 4 эндемичных вида, области распространения которых тяготеют к северу от Средней Азии. Конечно, немногие эндемичные виды не могут нас заставить выделить орнитофауну европейских и западносибирских степей в особый тип. Приходится признать, что здесь имеется лишь наслоение элементов разных типов, а именно: средиземноморского, монгольского и европейского.

О связях между монгольским типом фауны и соседними в разных местах уже упоминалось. Наибольшее количество общих форм (21 вид) имеется у Монголии с Средиземноморьем. Однако, здесь сходство фаун, повидимому, вторичного происхождения, т. е. формы эти, будучи первоначально связаны лишь с одной из вышеупомянутых областей, впоследствии расселились более широко. Монголо-тибетских форм, как уже указывалось, всего 7, из которых 6 предположительно монгольского происхождения. Это указывает на преобладающее влияние монгольской фауны на тибетскую, но не обратно. Наконец, следует еще упомянуть о связи монгольской орнитофауны с арктической. Как уже указывалось раньше, 3 циркумполярных арктических вида и 1 эндемичный для тундры Евразии явно центрально-азиатского происхождения. При бедности арктической сухопутной орнитофауны, это монгольское влияние оказывается довольно значительным.

Что касается истории орнитофауны монгольского типа, то можно предполагать, что она достаточно древняя. Как ни бедна монгольская орнитофауна, но она все-таки весьма характерна и самобытна, так что ни

в коем случае не может быть выведена из орнитофауны средиземноморского типа (так же как и средиземноморская не может быть выведена из монгольской). По данным геологии известно, что часть центральной Азии уже в начале третичного периода была покрыта степями и пустынями, так что здесь должен быть признан особый очаг возникновения ксерофильной фауны. Бедность орнитофауны монгольского типа объясняется суровостью условий населяемых ею мест. Приспособление к этим условиям сопровождалось, повидимому, жестоким отбором, но те немногие формы, которые выжили, оказались весьма жизнеспособными. Холодная нагорная пустыня Монголии по своим условиям жизни несомненно близка к тундре и к альпийской зоне, поэтому влияние, оказанное монгольской фауной на фауну тундры и нагорного Тибета, не случайное и не вызвано только территориальной близостью (современной или прошлой). Во время ледникового периода тундра в Европе простиралась далеко на юг и несомненно средиземноморская пустынная фауна могла бы туда проникнуть, если бы для нее в этом отношении не существовало непреодолимых климатических преград. Иначе говоря, средиземноморская фауна жарких пустынь не может иметь непосредственной связи с фауной тундры и альпийской зоны, между тем как фауна монгольской холодной пустыни по своей экологической приспособленности к ним близка.

Дальнейшее распространение элементов монгольской фауны происходило, повидимому, сравнительно недавно. Если смыкание Монголии с тундрой происходило в течение ледникового периода, то уже после его окончания произошло значительное расширение степей, покрывавших временами громадные площади в Сибири. Впоследствии, при позднейшем наступлении тайги, монгольская степь должна была опять отступить на юг, но и поныне в разных частях Сибири остались реликты в виде целых степных пятен, отдельных элементов степной фауны и флоры среди леса, а также в виде выходов горных пород с формами пустынного выветривания и пустынным загаром и, наконец, деградированных степных почв под лесом.

Что касается Средней Азии, то заселение ее пустынными элементами не слишком давнее. Как известно, еще в середине третичного периода в Средней Азии леса имели значительно большее распространение, чем ныне, так что лишь позднее, при постепенном опустынении ее, могло происходить постепенное же ее заселение соответствующими элементами с запада и востока. Этим объясняется тот факт, что орнитофауна Средней Азии в основном состоит из элементов средиземноморского и монгольского типов; немногочисленные эндемики наполовину состоят из производных данных типов фауны.

Европейские степи были заселены современным типом орнитофауны тоже недавно. Монгольские элементы появились с востока во время



ледникового периода, средиземноморские, жившие здесь возможно до ледникового периода, смогли вернуться на эти места лишь совсем недавно, после потепления климата. Судя по распространению этих элементов, можно предполагать, что внедрение их в европейские степи произошло в недавний период, более теплый, чем современный, существование которого доказано многочисленными палеоботаническими данными.

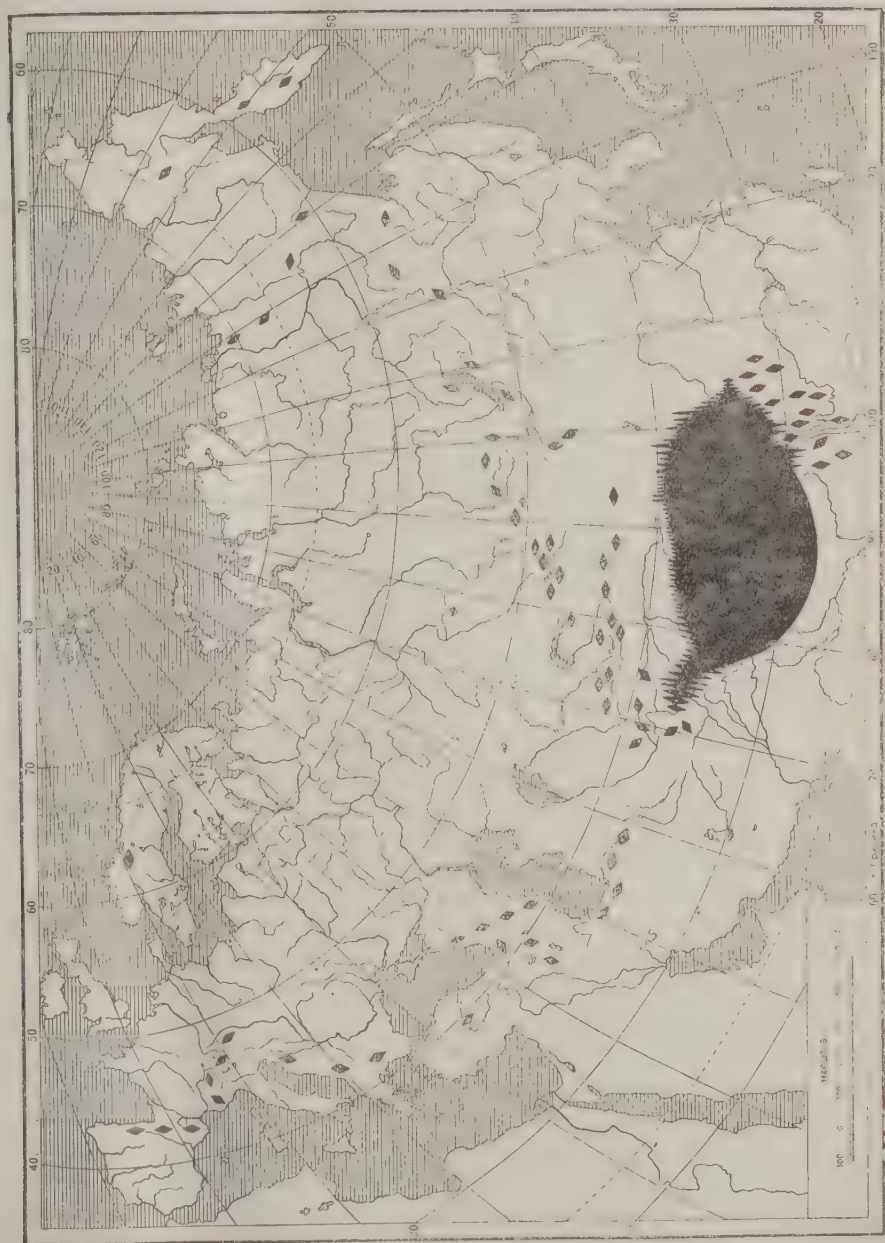
## VI

Тибетский тип фауны экологически легко определяется как связанный с местностью, расположенной выше границы произрастания древесной растительности, т. е. с альпийской зоной. Представляя собой открытый ландшафт, альпийская зона имеет в различных отношениях известное сходство со степями и с Арктикой. В особенности с последней это сходство достаточно велико, но все-таки оно далеко не абсолютно. Так например, коренная разница между альпийской зоной и Арктикой наблюдается в степени инсоляции, что имеет громадное влияние на жизненные условия соответствующей среды. В общем орнитофауна тибетского типа бедна видами, значительно беднее, чем Арктика, если принять во внимание все население целиком. Если же сравнивать только сухопутные виды, то фауна тибетского типа оказывается в несколько раз богаче арктической, что вполне сходится с более благоприятными условиями первой.

Типичными для тибетской фауны являются 56 видов, из которых почти все теснейшим образом связаны с альпийской областью, и лишь самое незначительное число местами спускается ниже. Весьма типичны для Тибета также перечисленные: уже ранее 7 видов, встречающиеся также в Монголии. Наконец, 7 видов одинаково широко распространены в Средиземноморьи, Монголии и Тибете.

Из вышесказанного видно, что орнитофауна Тибета весьма своеобразна и обладает относительно весьма большим количеством характерных, только ей свойственных, элементов. Для самого Тибета (вместе с высокогорными частями хребтов западного Китая и Гималаев) эндемичны 30 видов. Остальные виды в разной степени выходят за пределы самого Тибета, но все-таки всюду придерживаются альпийской зоны. При этом по мере удаления от Тибета количество этих видов постепенно уменьшается. Так, на Памире, представляющем собой в отношении условий обитания много общего с Тибетом и находящемся по соседству с ним, гнездятся еще все виды, за исключением тибетских эндемиков. Однако 6 видов не идут дальше Памира. Следующим этапом в распространении высокогорных видов можно считать Тянь-Шань, представляющий собой предел ареалов для трех видов. Таким образом, на Алтае мы встречаем всего 17 высокогорных видов, на Хангае — 14, на горах Прибайкалья — 10, в восточном Забайкалье — 9, в южной части





Карта 6. Распространение тибетского типа фауны

Станового хребта — 7, между тем как в альпийской зоне хребтов северо-восточной Сибири мы встречаем всего 4 вида птиц тибетского типа. При этом, по Хараулахским горам до устья Лены, т. е. до тундры, доходят 2 вида, до Чукотского полуострова — 3 вида. Однако еще и здесь мы не находим окончательного предела распространения элементов тибетского типа: 2 вида переходят в Неарктику, причем 1 из них распространен вдоль альпийской зоны западноамериканских хребтов до Калифорнии.

В западном направлении элементы тибетского типа распространены следующим образом. За пределы Памира и гор Таджикистана выходят всего 10 видов, к которым однако прибавляется еще 2 монголо-тибетские формы, связанные далее к западу с альпийской зоной. Эти 12 видов распространены через горы северного Ирана до Кавказа. На Балканах мы встречаем 8 видов тибетского типа, на Альпах — 7 видов, в Пиренеях — 4 или 5 видов, на Атласе всего — 2 вида. Интересно, что в горах Шотландии и в Скандинавских горах встречаются тоже 2 вида данного типа, причем один из них в среднеевропейских горах отсутствует.

Как видно, орнитофауна тибетского типа, чрезвычайно богато представленная в Тибете, расходится оттуда по альпийской зоне всех примыкающих гор в разных направлениях, по мере удаления от очага своего распространения постепенно беднея, но в отдельных элементах выходит даже за пределы Палеарктики, внедряясь в Северную Америку. При этом в Тибете имеется значительное количество эндемичных видов, между тем как в альпийской зоне прочих гор эндемизм почти отсутствует (будучи представлен лишь в двух родах рядом все-таки викарирующих форм). В остальном в альпийскую зону различных гор проникают лишь отдельные широко распространенные и вполне эврибионтные формы, не дающие ничего для зоогеографической характеристики отдельных участков этой зоны. Более важен для характеристики высокогорной зоны Палеарктики следующий момент. Как уже было ранее указано, различные элементы орнитофауны Арктики заходят также и в альпийскую зону. Наиболее легко это проникновение происходит там, где хребты выходят в тундру и, таким образом, альпийская зона непосредственно смыкается с Арктикой (например, в Скандинавии, на северном Урале и в северо-восточной Сибири). Однако элементы арктической орнитофауны встречаются также и в горах, ныне совершенно изолированных от самой тундры, например, в Альпах и Пиренеях. В этом случае связь произошла ранее, во время ледникового периода, когда тундра подходила к соответствующим горам. Как бы то ни было, но ныне отдельные элементы орнитофауны идут до Пиренеев, Альп, Тарбагатая и Хангая, примешиваясь таким образом к альпийским элементам тибетского типа. Из этого следует, что в альпийской зоне гор, находящихся к северу от указанных пунктов,

орнитофауна представлена двумя разными типами, всегда легко отчленимыми один от другого. По направлению к северу элемент арктической фауны прибывает, между тем как формы тибетского типа убывают. Хребты, изолированные ныне от центральноазиатских горных систем и не бывшие с ними соединенными в недавнем прошлом, как, например, Уральские горы, населены в альпийской зоне исключительно арктическими элементами. Горы, совершенно изолированные от тундры и бывшие изолированными от нее во время ледникового периода (как, например, Кавказ), населены, наоборот, только высокогорными тибетскими элементами. Таким образом, мы можем сказать, что альпийская зона, разбросанная пятнами по Палеарктике, населена единой орнитофауной центральноазиатского происхождения, к которой лишь по направлению к северу примешиваются элементы арктической орнитофауны.

Как уже упоминалось ранее, связь между Тибетом и Монголией намечается в виде 7 общих форм. Кроме того имеется еще 7 видов птиц, общих для этих же стран с Средиземноморьем. Видов же общих для Тибета и Средиземноморья, минуя Монголию, нет. Также нет прямой связи между тибетским типом фауны и Арктикой. Таким образом, из вышеприведенных типов фауны единственным близким к тибетскому остается монгольский. Это вполне понятно, так как Монголия, представляя собой холодную, уже приподнятую пустыню, в отношении экологических условий примыкает к альпийской пустыне Тибета. Географическое расположение Монголии и Тибета (по соседству друг с другом), а также отсутствие преграды между альпийской зоной и степью в виде лесной зоны делают эту близость фауны весьма понятной. При этом заметно определенное влияние монгольской орнитофауны на тибетскую: из 14 видов, общих для Монголии и Тибета, большинство предположительно попало из Монголии в Тибет. Кроме того, 5 тибетских эндемичных видов относятся к группам, широко распространенным в Монголии или в Монголии и Средиземноморьи.

Влияние монгольской фауны на тибетскую находит хорошее объяснение в данных геологии. Как уже упоминалось ранее, монгольская пустыня в некоторых своих частях достаточно древняя. Между тем поднятие Тибета с Гималаями началось лишь в эпоху альпийских горообразований, т. е. в миоцене. Так как при образовании тибетского нагорья преобладали дисъюнктивные процессы, то громадные площади были постепенно подняты без нарушения рельефа поверхности, а с ними могла быть поднята и населявшая эти площади фауна. Конечно, монгольская фауна при таком поднятии легче всего могла приспособиться к высокогорным условиям. Однако, не исключена была возможность такого приспособления и для элементов другого весьма древнего типа фауны, а именно китайского. Действительно, целый ряд видов, эндемичных для высокогорной тибетской фауны, относится к группам,



чрезвычайно распространенным в Китае и весьма характерным для него. Весьма любопытно, что китайские, в основном дендрофильные формы, смогли приспособиться к открытому ландшафту альпийской зоны, причем все они морфологически почти не изменились. Это объясняется тем, что виды китайского происхождения населяют в альпийской зоне не ровные плоскогорья, а скалы, где им также приходится лазать, как и на деревьях.

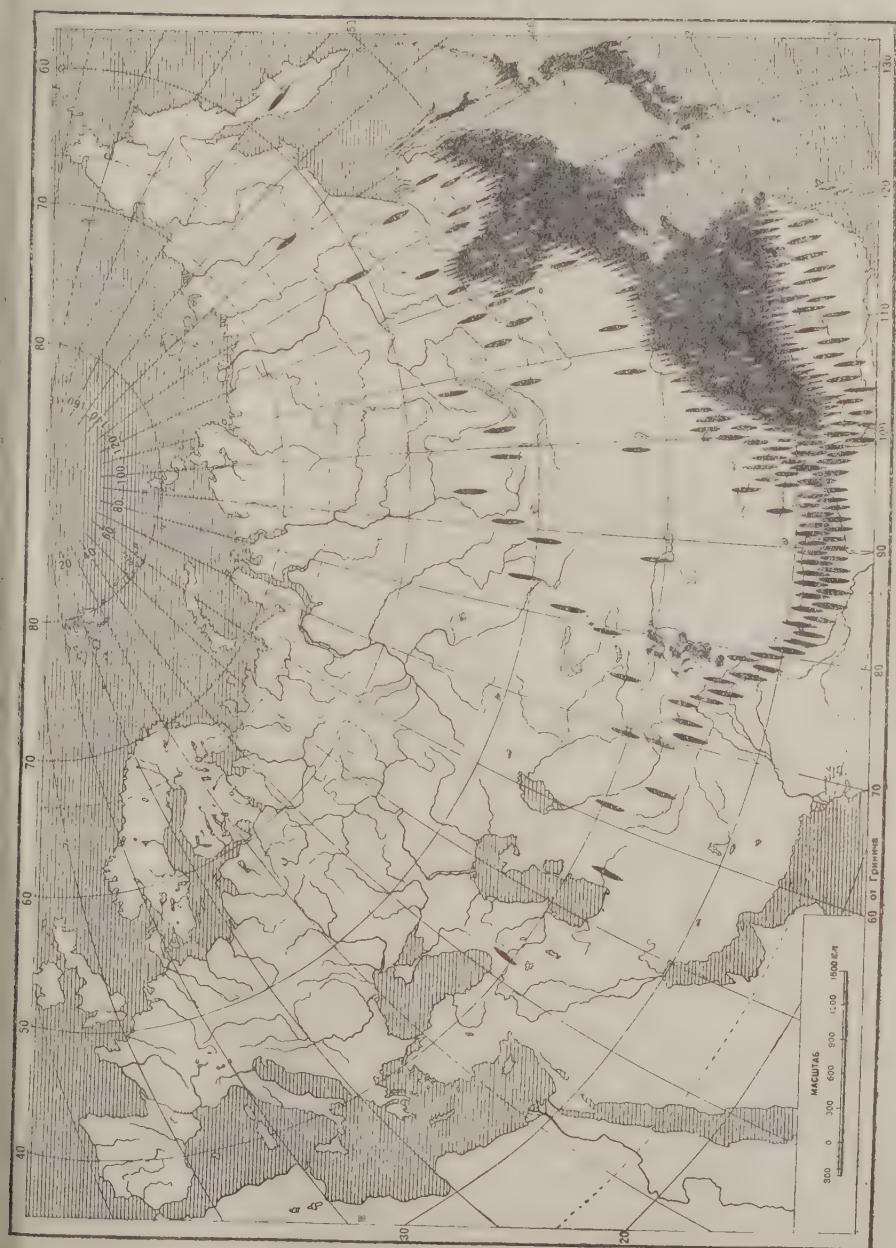
Из всего вышесказанного следует, что орнитофауна тибетского типа имеет связи с монгольской и китайской и в значительной степени формировалась из них. При этом вследствие своеобразного образования тибетского нагорья фауна эта была вместе с ним поднята и эволюционирована в дальнейшем на месте, так что для Тибета она является автохтонной. Впоследствии эта орнитофауна расселилась по всем высокогорным областям Палеарктики, выйдя в отдельных элементах даже за пределы ее. Это расселение началось во всяком случае еще в третичном периоде, когда, например, связь между Малой Азией и Балканским полуостровом была еще не нарушена и проход в Америку через Берингию существовал. Частично же оно происходило во время ледникового периода, когда во многих местах высокогорная фауна была принуждена спуститься в низменности.

## VII

Китайский тип фауны резко отличается от трех предыдущих тем, что экологически опять связан с лесом, и именно со смешанным и широколиственным лесом восточной Азии. Эта зона в некоторых отношениях является аналогом области европейских широколиственных лесов, и орнитофауна ее имеет некоторые связи с европейской. Однако, орнитофауну китайского типа все же нельзя ставить рядом с европейской, так как она в пределах Палеарктики обнаруживает связи еще с сибирской и даже тибетской фауной, будучи одновременно весьма своеобразной и самобытной. Кроме того, китайский тип фауны имеет явные связи с Индо-Малайской областью, являясь, таким образом, связующим звеном между нею и Палеарктикой.

В общем орнитофауна китайского типа весьма богата по своему видовому составу и имеет громадное количество эндемичных форм, которые по своим отношениям к другим типам фауны могут быть разделены на несколько основных категорий. К первой относятся виды, хотя и выделившиеся как эндемики китайского типа фауны, но имеющие ближайших родственников все-таки в пределах Палеарктики. Этих форм, по большей части чуждых для Индо-Малайской области и не имеющих связей с тропической фауной, всего 82. Они относятся к родам, распространенным только в пределах Палеарктики или встречающихся также в Северной Америке. Немногие эндемичные для





Карта 7. Распространение китайского типа фауны

Китай роды весьма слабо характеризованы и ближе всего стоят опять-таки к палеарктическим родам. Некоторые роды, широко распространенные в Палеарктике, в данных местах представлены небольшим количеством видов, что может служить некоторым основанием для предположения о происхождении этих родов из Китая и Гималаев.

Другая группа эндемиков китайского типа фауны представлена видами, либо не имеющими никаких родственных связей с прочими частями Палеарктики, либо еще не изученными в этом отношении, но во всяком случае не имеющими определенных родственных связей с фауной Индо-Малайской области. Таких видов имеется 56. Они по своему облику в общем отличаются от палеарктических птиц, напоминая частью тропические формы. Некоторые же из них обнаруживают родственные связи с фауной тропических стран, правда, без особого сближения с Индо-Малайской областью.

Наконец, третья группа характерных для китайского типа фауны видов теснейшим образом связана с фауной Индо-Малайской области. Эта группа представлена частью видами, широко распространенными в Индо-Малайской области, частью же эндемичными формами, однако относящимися к индо-малайским родам. Само собой разумеется, что птицы индо-малайского типа наиболее многочисленны в южном Китае и Гималаях, но они обычны еще в среднем Китае и в известном количестве видов доходят даже до Манчжурии и южного Приморья. В этих местах нам известно 46 видов данного типа, из которых до Индо-Малайской области распространены 19. В Корее к предыдущим видам индо-малайского типа прибавляется еще 1, в Японии и северном Китае — еще 14. Далее, в среднем Китае появляется еще 27 видов данного типа, к которым в западной горной части Китая и в Гималаях прибавляется еще свыше 30 видов. Наконец, в южном Китае появляются представители чисто тропических родов, количество которых еще ранее границ Индо-Китая достигает нескольких десятков. Одновременно в южном Китае убывают представители двух первых групп, в особенности формы, имеющие связи с прочими частями Палеарктики. Таким образом, можно сказать, что самые южные части Китая уже всецело относятся к Индо-Малайской области. Далее же к северу, в восточном низменном Китае, имеется совершенно постепенный переход от индо-малайской фауны к китайской, переход тем более сглаженный, что китайский тип фауны сам является пограничным между Палеарктикой и Индо-Малайской областью. Более резкая граница между китайской и индо-малайской фаунами проходит западнее, у подножья Гималаев, так как здесь китайская фауна представляет собой вертикальную зону, занимающую более высокий пояс гор.

Граница между китайским типом фауны и прочей Палеарктикой достаточно резкая, так как совпадает с резко очерченными экологи-

ческими границами. Особенно ясна граница между китайским и тибетским типом фаун, хотя она и не проходит в виде прямой линии.

В восточном Тибете высочайшее нагорье прорезано ущельями и долинами, имеющими несколько тысяч метров глубины (верховья Меконга, Голубой р., Желтой р. и их притоков), вдоль которых китайская фауна далеко проникает в пределы господства тибетской фауны. Такая чересполосица типична для страны Кам, для западной Сычуани и Ганьсу. Так как различные элементы китайской фауны поднимаются до верхней границы лесной зоны, то их действительно можно найти в глубине восточного Тибета и в восточном Тянь-Шане, на запад почти до Куку-нора. Одновременно элементы тибетского типа по хребтам заходят в пределы Китая и доходят даже до Индо-Китая.

Горные леса Гималаев населены китайской орнитофауной, которая, постепенно редая, доходит на запад до Кашмира. Далее в Белуджистан и Афганистан проникают еще довольно многие китайские виды, встречающиеся, однако, в виду редкости подходящих для них стаций лишь спорадично. Сравнительно много видов китайского типа можно встретить также в юго-восточном углу Средней Азии, т. е. по Панджу. Здесь всего имеется 16 китайских форм. Из них 8 видов идут на север лишь до Ферганы, 2 распространены до юго-западной окраины Тянь-Шаня, так что в центральном Тянь-Шане встречается всего 6 форм китайского типа. По направлению к западу китайские виды еще быстрее убывают. До низовьев Аму-Дарьи и Балханов доходит всего 2 вида, из которых один, однако, населяет, кроме того, северный Иран, Кавказ и доходит вдоль западного побережья Каспийского моря до устья Волги.

Граница между китайским и монгольским типами фауны тоже весьма резкая. О проникновении элементов монгольского типа в Китай и Манчжурию было уже говорено. В пределы же Монголии проникают весьма немногие элементы орнитофауны. Так, например, в урмах по Эцзин-голу, а также по Тариму и его притокам встречается всего 2 китайских вида: один из них распространен до северо-западной Монголии и Джунгарии.

Наконец, северная граница сплошного распространения орнитофауны китайского типа проходит частью через Манчжурию, частью через крайний юго-восточный угол Сибири и совпадает со стыком восточно-азиатского смешанного леса и тайги. Граница эта весьма резкая, хотя достаточно сложная и извилистая. В общем можно сказать, что по горам, например по Хингану и хребту Сихотэ-Алинь, тайга тянется далеко на юг, между тем как по долинам рек (например по верхнему и нижнему течению Амура, по Зее и Буреи) элементы фауны китайского типа идут далеко на север. По вершинам Сихотэ-Алиня пятна таежной фации доходят до Сучана и в обедненном виде переходят



даже на горы Кореи. Вместе с ними и некоторые элементы таежной орнитофауны доходят до этих мест. В низинах же господствует китайская орнитофауна, сохраняющаяся почти полностью в том же составе до устья Уссури и среднего течения Амура. Здесь мы из элементов, чуждых сибирскому типу орнитофауны, встречаем 49 видов. К этим формам китайского типа прибавляются еще 7 видов, также чуждых Сибири, но встречающихся после перерыва опять в западной Палеарктике.

Впрочем, среднее течение Амура представляет собой предел распространения для 14 видов китайского типа. Остальные виды распространены далеко на север, главным образом, по долинам рек. Так, например, в низовьях Амура находят предел распространения 5 видов, у южного побережья Охотского моря и на реке Мае еще 2 вида. Вдоль верхнего течения Амура мы видим сходную картину: у Благовещенска находят предел распространения 2 вида, у Кумари (230 км выше Благовещенска) — 6 видов, у Черняева и несколько выше — еще 2 вида, в самых верховьях Амура — еще 5 или 6 видов. Однако в южном Забайкалье, т. е. далеко за пределами дальневосточного широколиственного леса, встречаются еще 18 видов китайского типа. Из них 5 не идут дальше юго-восточного Забайкалья, 2 доходят приблизительно до Байкала. Далее, 1 вид проходит южной Сибирью до Нижнеудинска, 3 — до Салаира и верховьев Томи, 2 — до Новосибирска, остальные 5 видов до разных частей Алтая, частью даже до Иртыша. Наконец, в восточной Сибири некоторые виды не ограничиваются крайним югом, а идут более или менее далеко на север. Так, например, до Якутска доходят 5 видов китайского типа, до Верхоянска — 2 вида.

Таким образом, мы здесь имеем картину распространения, во многих отношениях сходную с распространением видов европейского типа в западной Сибири. В обоих случаях мы видим, что отдельные формы из групп, связанных с широколиственным лесом, более или менее широко распространены в области тайги. В обоих же случаях большая часть видов распространена лишь по самой южной окраине Сибири. Наконец, и тут и там мы имеем отдельные виды, которые хотя и происходят из области широколиственных лесов, но в данное время уже распространились широко в бореальной зоне, причем продолжают расселяться и поныне. К таким видам китайского происхождения относятся дубровник (*Emberiza aureola*) и чечевичник (*Erythrina erythrina*), распространенные в восточной Сибири до границы тундры, на запад же идущие, первый — до Смоленска и Киева, второй — до северной Германии.

О связях орнитофауны китайского типа с соседними уже неоднократно упоминалось. Не подлежит сомнению тесная и древняя связь между китайской и индо-малайской орнитофаунами. Остальные связи



не могут быть названы коренными, а лишь вторичного происхождения и сравнительно недавние. Так, например, известно, что ряд видов тибетской орнитофауны явно китайского происхождения. Ряд видов китайского типа вошел в биоценозы тайги. Наконец, до ледникового периода, а также, повидимому, и после него происходил обмен между фаунами европейского и китайского широколиственного леса, в результате чего мы в настоящее время видим ряд общих форм для этих, в основном совершенно различных типов фауны, ряд форм с характерным перерывом ареала, падающим на область, занятую тайгой.

Относительно того, как исторически складывался китайский тип фауны, являются следующие соображения. Как нам известно, восточно-азиатская суша древняя и за весь третичный период не подвергалась большим морским трансгрессиям, так что за это время сухопутная связь между Китаем и Индо-Китаем не нарушалась. Кроме того, по палеоботаническим данным известно, что с начала третичного периода климат Зондских островов был неизменно экваториальный, в соответствии с чем климат Индо-Китая был тропический, а в Китае господствовал подтропический, частью же тепло-умеренный климат. Следовательно, в восточной Азии с начала третичного периода господствовала зональность, весьма сходная с современной, за исключением лишь того, что в северной части восточной Азии, в Маньчжурии и в особенности в восточной Сибири, климат был мягче. Таким образом, мы видим здесь коренное различие с условиями развития фауны в Европе, где за третичный период произошли чрезвычайно сильные изменения климата.

Имея в виду вышесказанное, мы можем предположить, что фауна Китая, в своих корнях тесно связанная с индо-малайской, развивалась, как и последняя, автохтонно с начала третичного периода до наших дней, причем выработавшиеся особенности являются результатом более северных широт и вследствие этого более умеренного (не тропического) климата. Непрерывавшаяся между Китаем и Индо-Китаем сухопутная связь одновременно с этим содействовала обмену между соответствующими фаунами, не допуская их резкого обособления. Из предыдущих страниц мы видим, насколько фактический материал подтверждает данные предположения.

Горы западного Китая, существовавшие частично еще до начала третичного периода, дали возможность еще с давних времен выделиться фации холодно-умеренного, хвойного леса в качестве вертикальной зоны. Фауна, населившая эти горные леса, модифицировалась из низменной китайской фауны, но, приспособившись к условиям сравнительно сурового климата, впоследствии смогла частично влиться в биоценозы бореальной тайги. Поднятие Гималаев, начавшееся с середины третичного периода, дало возможность фауне китайского типа расселиться (в качестве высотной зоны) на запад до Кашмира

откуда отдельные виды прошли еще дальше до Средней Азии, Ирана и даже до Кавказа.

В восточной Сибири с начала третичного периода климат был умеренный, хотя и более теплый, чем ныне. По данным палеоботаники можно установить, что в южной половине этой области до начала четвертичного периода господствовал широколиственный лес китайского типа, который, по всей вероятности, был населен соответствующей фауной. Позднее, к началу ледникового периода, древняя китайская фауна была вытеснена из восточной Сибири надвигающейся тайгой и арктической степью, но некоторые виды горных лесов, приспособившиеся еще ранее к суровому климату, смогли свыкнуться с новыми условиями существования и ныне широко распространены в тайге. Другие виды после конца ледникового периода, когда климат стал опять мягче, вторично стали расселяться по Сибири, большей частью, однако, ограничиваясь самой южной ее полосой. Наконец, наступившее в самое последнее время ухудшение климата заставило китайские виды в Сибири опять потесниться, вследствие чего наблюдается в одних случаях редкость или спорадичность распространения, в других — разорванность ареалов и наличие изолированных реликтовых колоний. При этом, как правило, данные виды в Сибири придерживаются речных урем как единственной станции, напоминающей, в отношении экологических условий, исчезнувший широколиственный лес.

# **B. K. STEGMANN. ÜBER DAS PRINZIP DER ZOOGEOGRAPHISCHEN EINTEILUNG DES PALÄARKTISCHEN GEBIETES UNTER ZUGRUNDELEGUNG ORNITHOLOGISCHES FAUNENTYPEN**

## **ZUSAMMENFASSUNG**

In vorliegendem Artikel sind bereits kurz die Resultate und Schlussfolgerungen einer grösseren Abhandlung wiedergegeben. Es ist daher kaum möglich, für dieses Resumé noch eine Zusammenfassung zu schreiben. Deshalb beschränke ich mich darauf, das Prinzip der von mir vorgeschlagenen ornithogeographischen Gliederung der Paläarktis kurz zu erklären, sowie die unentbehrlichsten Erläuterungen zu den beiliegenden Karten zu geben. Bis jetzt ist es allgemein angenommen, bei der zoogeographischen Einteilung eines Gebietes die Grenzen scharf zu ziehen und in Form von Linien anzugeben. Diese Arbeitsmethode wurde schon von Wallace und Sclater angewandt und hatte seit erzeit viel zur Entwicklung der Zoogeographie beigetragen, muss aber gegenwärtig als stark veraltet angesehen werden. Sie beruht eigentlich auf blossen Vergleich der Artenverzeichnisse verschiedener Gegenden, wobei das Vorkommen oder Nichtvorkommen einer Reihe von Arten immer als Grund zur Abtrennung neuer zoogeographischer Einheiten gibt. Richard Hesse spricht ja sogar von einer eigenen Richtung der Zoogeographie, die er „statistische Tiergeographie“ nennt. Diese Bezeich-

nung ist trefflich gewählt, kann aber der genannten zoogeographischen Richtung nicht zum Lobe gereichen. Diese Statistik, welche bei der primären Einteilung der Erdkugel in zoogeographische Gebiete gewiss wertvolle Dienste geleistet hat, gibt weiterhin, bei der Einteilung der Gebiete schon ungenaue Resultate und versagt endlich bei eingehenderer Forschung und Aufstellung räumlich beschränkterer zoogeographischer Einheiten (Distrikte u. s. w.), vollständig. Anderseits muss aber die zoogeographische Einteilung mit Hilfe linearer Grenzen bei konsequenter Durchführung unbedingt zur Zerspaltung in kleinste Einheiten führen. Ausserdem muss aber bemerkt werden, dass die zoogeographische Einteilung mit Hilfe linearer Grenzen bei konsequenter Durchführung unbedingt zur Zerspaltung in kleinste Einheiten führt. Ausserdem muss bemerkt werden, dass die zoogeographische Einteilung mit Hilfe linearer Grenzen als „Statistik“ den Anforderungen der ökologischen und historischen Tiergeographie nicht gerecht werden kann und die Angaben derselben in keiner Weise widerspiegelt.

Aus diesem Grunde schlage ich vor, bei der Anfertigung zoogeographischer Karten folgende Methode anzuwenden. Wenn wir die Vogelwelt einer beliebigen Gegend bearbeiten, so werden wir im Laufe der Untersuchungen unbedingt die Frage zu beantworten suchen, aus welchen Elementen die Vogelfauna dieser Gegend besteht. In den meisten Fällen wird es sich erweisen, dass die Vogelwelt nicht homogen und aus Elementen verschiedenster Herkunft zusammengestellt ist. Bezeichnen wir nun jede dieser Artengruppen durch eine besondere Farbe, so können wir auf einer Karte das Verhältnis zwischen den verschiedenen Gruppen durch eine Kombination von Streifen oder Flecken der zugehörigen Farben zum Ausdruck bringen. Wenn die Karte einen grösseren Flächenraum darstellt, so können wir das Abändern im gegenseitigen Verhältnis der verschiedenen Faunenelemente durch ein entsprechendes Abändern der Kombinationen von verschiedenfarbigen Streifen zum Ausdruck bringen. Wenn in einer Gegend ein bestimmter Faunentyp durchaus vorherrscht, so muss auf der Karte an dieser Stelle auch die entsprechende Farbe vorherrschen. Auf diese einfache Weise kann man eine zoogeographische Karte zusammenstellen, welche den Tatsachen mehr entspricht, als die nach der bisherigen Methode gezeichneten Karten.

Auf die oben erwähnte Weise ist von mir eine ornithogeographische Karte des nördlichen Teiles der Alten Welt zusammengestellt worden. Bei der zoogeographischen Bearbeitung der Vogelwelt, welche vollständig von neuem durchgeführt werden musste, hat es sich erwiesen, dass im nördlichen Teile der Alten Welt sich 7 primäre Faunentypen unterscheiden lassen, aus deren Kombination sich alle bisher angenommenen zoogeographischen Einheiten herleiten lassen. Alle diese Faunentypen sind sowohl ökologisch als auch historisch gut charakterisiert. Da das Drucken vielfarbiger Karten, mit Schwierigkeiten Verbunden ist, so habe ich für die vorliegende kurze Abhandlung sieben einfarbige Kar-



ten angefertigt, wobei auf deren die Verbreitung eines bestimmten Faunentypes aufgetragen ist.

1. Der arktische Faunentyp kann nicht der Paläarktis oder der Nearktis untergeordnet werden. Er ist im allgemeinen zirkumpolar verbreitet und muss als selbständiges Gebiet angesehen werden. Ökologisch ist er mit der arktischen Zone verbunden und herrscht nördlich der Baumgrenze. Eine Anzahl arktischer Elemente ist aber auch weiter südlich verbreitet, und zwar in der Alpenzone der Hochgebirge, nach Süden bis zu den Pyrenäen, den Alpen, dem südlichen Ural-Gebirge, dem Tarbagatai, Altai, Changai und Kentei.

2. Der sibirische Faunentyp kann als Fauna der Taiga oder des borealen Nadelwaldes charakterisiert werden. Er herrscht in Ostsibirien, dem Verbreitungsherd dieses Faunentypes, bei weitem vor und verbreitet sich von dort, allmählich an Artenzahl abnehmend, einerseits bis zu den südsibirischen Randgebirgen, den Gebirgen der nördlichen Mongolei, anderseits über die nördliche Hälfte von Westsibirien und Nordeuropa bis nach Skandinavien. Außerdem kommen einige Taiga-Vögel in den mitteleuropäischen Gebirgswäldern, in den Pyrenäen, sowie auf dem Tjan-shan vor. Ja, einige wenige Arten finden sich sogar in den Hochgebirgen von Kansu, Szeschwan und Kham (Südost-Tibet).

3. Der europäischen Faunentyp ist im allgemeinen an die europäische Laubwaldzone gebunden, welche sich nach Osten keilförmig bis zum südlichen Ural-Gebirge erstreckt. Eine ganze Anzahl von Arten, die diesem Faunentyp angehören, sind aber auch über Nordeuropa und Südwest-Sibirien verbreitet. Weiter nach Osten findet man einzelne europäische Arten im äussersten Süden Sibiriens bis Krasnojarsk, Irkutsk, teilweise sogar bis Süd-Transbaikalien (Tschita, Sretensk), wo sie aber selten und sporadisch verbreitet sind. Andererseits werden auch alle Wälder der Mittelmeerländer bis nach Nordafrika von europäischen Vogelformen bewohnt, ebenso der Kaukasus, sowie die Wälder Transkaukasiens und Turkestans.

4. Der mediterrane Faunentyp gehört dem Trockengürtel an und ist ökologisch an Wüsten, Steppen und trockenen Buschwald gebunden. Er herrscht in Südeuropa, Nordafrika und Vorderasien. In Persien, Afghanistan und Turkestan, wo die Fauna sehr gemischt ist, herrschen die mediterranen Elemente noch bei weitem vor, weiter östlich nehmen sie rasch an Artenzahl, doch sind einige wenige Formen noch bis Chinesisch-Turkestan, bis zum Mongolischen Altai, ja sogar bis Ala-shan verbreitet. Nach Norden gehen einige mediterrane Formen bis Südengland, Süddeutschland, in grösserer Anzahl bis zur ungarischen Tiefebene und den südrussischen Steppen, weiter östlich in geringerer Anzahl bis Südwest Sibiriens.

5. Der mongolische Faunentyp gehört ebenfalls dem Trockengürtel an, ist aber ökologisch an Hochsteppen und kalte Wüsten



gebunden. Den Verbreitungsherd dieses Faunentyps bildet die Mongolei, woher eine grössere Anzahl von Faunenelementen bis nach Turkestan vordringt. Einige wenige mongolische Arten finden sich auch weiter westlich, in Persien, Syrien, Kleinasien, Egypten, zwei Arten sogar in Nordwest-Afrika. Nach Osten und Norden kommen noch viele mongolische Arten bis in die Waldsteppenregion vor. Einige Formen finden sich auf isolierten Steppeninseln inmitten der Taiga, nach Norden bis Nerstchinsk, dem nördlichen Baikal und Krassnojarsk.

6. Der tibetanische Faunentyp ist ökologisch an die alpine Zone der Hochgebirge gebunden. Er herrscht auf dem tibetanischen Hochplateau und dem Himalaya, von woher er sich, allmählich an Artenzahl ärmer werdend, über alle Hochgebirge der Paläarktis (ausser dem Ural) ausbreitet und in wenigen Arten sogar auf die voramerikanischen Gebirge übergreift.

7. Der chinesische Faunentyp ist ökologisch an den ostasiatischen Laubwald gebunden. Er herrscht in China und Japan und geht in Südchina ganz allmählich in die indomalaische Fauna über. Nach Westen erstreckt sich dieser Faunentyp über die Gebirgswälder des Himalaya bis Kaschmir, während wenige Formen bis Afghanistan und Turkestan vordringen; eine Form geht bis zum Kaukasus. Nach Norden sind viele chinesische Formen bis zum Übergangsgebiet in der nördlichen Mandshurei und im Amurlande verbreitet, von wo eine Anzahl bis nach Süd-Transbaikalien geht. Weiter westlich sind einige chinesische Arten über Südsibirien bis Krassnojarsk, bis zum Altai, teilweise sogar bis zum Irtysh verbreitet. Endlich kommen einige wenige Arten in Ostsibirien nach Norden bis Jakutsk, teilweise sogar bis Werchojansk vor.



Е. ГУРЬЯНОВА

### К ЗООГЕОГРАФИИ КАРСКОГО МОРЯ

(Представлено академиком С. А. Зерновым)

Излагается обработанный материал, собранный экспедициями на ледоколах. Собранные *Iso-oda* и *Amphipoda* состоят из 5 зоогеографически различных групп: циркумполярные формы, тепловодные северо-атлантические формы, фауна глубокого полярного бассейна, формы восточного сектора Арктики и субарктические воды.

По географическому распределению бентонических форм автор устанавливает пути их проникновения, а по последним — течения вод.

Бентоническая фауна северной части Карского моря до самых последних лет была совершенно неизвестна. Несколько станций, сделанных австрийской экспедицией „Tegetthoff“ в 1872—1874 гг., и работы русской экспедиции на ледоколе „Ермак“ в 1901 г., проведенные в районе, граничащем с северо-восточной частью Баренцова моря между Землей Франца-Иосифа и Новой Землей, дали единственный материал по бентосу северной части Карского моря. Обширная область, лежащая к востоку и северу от Новой Земли, только в течение последних лет была охвачена работами Арктического института. Богатый материал по бентосу был собран экспедициями этого института на ледоколе „Седов“ в 1929 г. (Сборы Г. Горбунова) и в 1930 г. (сборы Г. Горбунова и В. Есипова), на судне „Ломоносов“ (сборы В. Вагина и Л. Ретовского) в 1931 г. и на ледоколе „Русанов“ (сборы В. Вагина и Н. Кондакова) в 1932 г. Все материалы по *Isopoda* и *Amphipoda* этих экспедиций были обработаны мной и предлагаются в настоящей статье. Сюда же я включила и обработку этих двух групп *Crustacea-Malacostraca* сборов „Ермака“ 1901 г., которые до сих пор еще не были обработаны. Маршруты всех четырех судов („Седов“ 1929 и 1930 гг., „Русанов“ 1932 г., „Ломоносов“ 1931 г. и „Ермак“ 1901 г.) показаны на прилагаемой карте 1. В результате обработки мы впервые имеем богатый список ракообразных для северной части Карского моря, до сих пор остававшейся в фаунистическом отношении белым пятном, и чрезвычайно интересную картину распределения этих форм, связанную, повидимому, с распределением глубин и течений. Всего сейчас мы имеем для северной части Кар-



Карта 1. Расположение гидробиологических станций в северной части Карского моря



ского моря 13 форм *Isopoda* и 87 видов *Amphipoda*. Так как это—первые данные о северной части Карского моря, считаю необходимым привести весь фактический материал, дав полный список найденных форм, с указанием их местонахождения (см. приложение, списки по станциям).

## Isopoda

- |  |   |
|--|---|
| 1. <i>Eurycope cornuta</i> G. Sars             | Gur.  |
| 2. <i>Eurycope hanseni</i> Ohlin               | 8. <i>Mesidothea sabini</i> (Kr.) <i>sabi</i> |
| 3. <i>Munnopsis typica</i> M. Sars             | Gur.  |
| 4. <i>Munnopsurus giganteus</i> (G. Sars)      | 9. <i>Mesidothea sibirica</i> (Birula)        |
| 5. <i>Ilyarachna hirticeps</i> G. Sars         | 11. <i>Calathura brachiata</i> (Stimpson)     |
| 6. <i>Ilyarachna bergendali</i> Ohlin          | 12. <i>Gnathia robusta</i> (G. Sars)          |
| 7. <i>Mesidothea sabini</i> Kr. <i>robusta</i> | 13. <i>Gnathia stygia</i> (G. Sars)           |

## Amphipoda

- |   |  |
|---|--|
| 1. <i>Acidostoma laticorne</i> G. Sars        | 29. <i>Ampelisca latipes</i> Steph.              |
| 2. <i>Onisimus brevicaudatus</i> Hansen       | 30. <i>Byblis longicornis</i> G. Sars            |
| 3. <i>Onisimus plantus</i> Kr.                | 31. <i>Byblis gaimardi</i> (Kr.)                 |
| 4. <i>Onisimus derjugini</i> Gur.             | 32. <i>Haploops laevis</i> Hoek                  |
| 5. <i>Onisimus affinis</i> Hansen             | 33. <i>Haploops tubicola</i> Lilljeborg          |
| 6. <i>Onisimus normani</i> G. Sars            | 34. <i>Acanthonotozoma inflatum</i> (Kr.)        |
| 7. <i>Pseudalibrotus glacialis</i> G. Sars    | 35. <i>Acanthonotozoma cristatum</i> (J. Ros.)   |
| 8. <i>Paralibrotus setosus</i> Stephen        | 36. <i>Pardalisca abyssii</i> Boeck              |
| 9. <i>Orchomene pectinata</i> G. Sars         | 37. <i>Pardalisca cuspidata</i> Kr.              |
| 10. <i>Aristias tumidus</i> (Kr.)             | 38. <i>Lilljeborgia fissicornis</i> (Bruz.)      |
| 11. <i>Anonyx lilljeborgii</i> Boeck          | 39. <i>Paroediceros lynceus</i> (M. Sars)        |
| 12. <i>Anonyx nugax</i> (Phipps)              | 40. <i>Paroediceros intermedius</i> Stebb        |
| 13. <i>Socarnes bidenticulatus</i> Bate       | 41. <i>Arrhis phyllonyx</i> (M. Sars)            |
| 14. <i>Hippomedon holtbölili</i> (Kr.)        | 42. <i>Acantostepheia malmgreni</i> (Goes)       |
| 15. <i>Hippomedon propinquus</i> G. Sars      | 43. <i>Acanthostepheia behringiensis</i> (Lock.) |
| 16. <i>Socarnoides eugenovi</i> Gur.          | 44. <i>Aceroides latipes</i> G. Sars             |
| 17. <i>Hippomedon rylovi</i> Gur.             | 45. <i>Monoculodes hanseni</i> Stebb.            |
| 18. <i>Centromedon pumilus</i> (Lilljeborg)   | 46. <i>Monoculodes latimanus</i> (Goes)          |
| 19. <i>Tryphosa rusanovi</i> Gur.             | 47. <i>Syrrhoë crenulata</i> Goes                |
| 20. <i>Tryphosa hörringi</i> Boeck            | 48. <i>Monoculodes borealis</i> Boeck            |
| 21. <i>Chironesimus debryni</i> (Hoek)        | 49. <i>Halirages elegans</i> (Norm.)             |
| 22. <i>Tmetonyx cicada</i> (O. Fabr.)         | 50. <i>Halirages nilssoni</i> Ohlin              |
| 23. <i>Lepidopcreum umbo</i> (Goes.)          | 51. <i>Halirages quadridentatus</i> G. Sars      |
| 24. <i>Schisturella pulchra</i> Hansen        | 52. <i>Halirages fulvocinctus</i> (M. Sars)      |
| 25. <i>Stegocephalus inflatus</i> Kr.         | 53. <i>Cleippides quadricuspis</i> Heller        |
| 26. <i>Phippsiella similis</i> G. Sars        | 54. <i>Haliragoides inermis</i> (G. Sars)        |
| 27. <i>Stegocephaloi des auratus</i> G. Sars. | 55. <i>Pleustes tuberculatus</i> sp. Bate        |
| 28. <i>Ampelisca eschrichti</i> Kr.           | 56. <i>Pleustes medius</i> (Goes)                |

- |  |   |
|--|---|
| 57. <i>Pleustes panop'us</i> (Kr.)           | 73. <i>Photis reinhardtii</i> Kr.             |
| 58. <i>Paripleustes pulchellus</i> (Kr.)     | 74. <i>Eurysteus melanops</i> (G. Sars)       |
| 59. <i>Stenopleustes eldingi</i> Gur.        | 75. <i>Ischyrocerus enigmaticus</i> Gur.      |
| 60. <i>Epimeria loricata</i> G. Sars         | 76. <i>Ischyrocerus latipes</i> Kr.           |
| 61. <i>Paramphithoe hystrix</i> (J. Ross.)   | 77. <i>Ischyrocerus brusilovi</i> Gur.        |
| 62. <i>Paramphithoe cuspidata</i> (Lepechin) | 78. <i>Ischyrocerus tuberculatus</i> (Hoek)   |
| 63. <i>Nototropis smitti</i> (Goes.)         | 79. <i>Ischyrocerus brevicornis</i> (G. Sars) |
| 64. <i>Eusirus cuspidatus</i> Kr.            | 80. <i>Erichthonius brasiliensis</i> (Dana)   |
| 65. <i>Rhachotropis aculeata</i> (Lepechin)  | 81. <i>Neohela monstrosa</i> (Boeck)          |
| 66. <i>Rhachotropis helieri</i> (Boeck.)     | 82. <i>Unciola leucopis</i> (Kr.)             |
| 67. <i>Rhachotropis macropus</i> G. Sars     | 83. <i>Dulichia spinosissima</i> Kr.          |
| 68. <i>Rhachotropis lomonosovi</i> Gur.      | 84. <i>Aeginina longicornis</i> Kr.           |
| 69. <i>Rozinante fragilis</i> (Goes.)        | 85. <i>Caprella dubia</i> Hansen              |
| 70. <i>Weyprechtia pinguis</i> (Kr.)         | 86. <i>Themisto libellula</i> (Mandt.)        |
| 71. <i>Amathillopsis spinigera</i> Heller    | 87. <i>Hyperia galba</i> (Mont.)              |
| 72. <i>Gammarus wilkitzkii</i> (Birula)      |   |

Посмотрим теперь, каков же состав этой фауны с точки зрения зоогеографической и как распределяются все эти сто форм *Isopoda* и *Amphipoda* в северной части Карского моря. Границей между Баренцовым и Карским морями мы считаем линию, проходящую между Землей Франца-Иосифа и Новой Землей, примерно, на меридиане 60° Е; В. Визе (25) пишет: „Гидрологические условия, наблюдающиеся в районе между Землей Франца-Иосифа и Новой Землей, дают возможность определить здесь естественную границу Баренцова моря, на что уже указал Н. М. Книпович“. Гидрологические данные экспедиции на ледоколе „Седов“ в 1929 г. показывают, „что на параллели 78 $\frac{1}{2}$ ° N атлантическая вода происхождения Полярного бассейна, т. е. вода, характерная для северной части Карского моря, доходит, примерно, до станции 17<sup>1</sup>, и по этому естественному признаку границу между Баренцовым морем и Карским можно было бы провести между нашими станциями 17 и 18 (24) (В. Ю. Визе и А. Ф. Лактионов<sup>2</sup>). Соответственно установлению этой новой границы между Баренцовым и Карским морями взамен прежней, совпадающей с меридианом мыса Желания, я и включила в эту статью материалы, собранные д-ром Чернышевым во время работ ледокола „Ермак“ в 1901 г.

Анализируя список *Isopoda* и *Amphipoda*, приведенный в начале статьи, можно видеть, что фауна ракообразных северной части Карского моря состоит из пяти зоогеографически различных групп.

Первая группа—основное ядро этой фауны—образована циркумполярными арктическими формами, широко распространенными по всей Арктике. Насчитывается 47 таких видов, т. е. около 52%

<sup>1</sup> Станция 17 „Седова“, 1929 г., 78°40' N, 58°00' E.

<sup>2</sup> Станция 18 „Седова“, 1929 г., 78°38' N, 60°39' E.





всей фауны *Isopoda* и *Amphipoda*, если не считать 10 видов, зоогеографическая природа которых еще неясна. Это такие банальные формы, как *Mesidothea sabini*, *Munnopsis typica*, *Anonyx nugax*, *Arrhis phyllonyx*, *Rhachotropis helleri*, *Acanthostephei malmgreni*, *Ampelisca eschrichti* и пр.

Вторую группу образуют виды восточно-арктические, заселяющие восточный сектор Арктики, слабо проникающие или вовсе не проникающие к западу от Новой Земли, — *Onisimus brevicaudatus*, *Onisimus affinis*, *Onisimus derjugini*, *Haploops laevis*, *Paroedicerus intermedius*, *Acanthostephea pulchra*, *Monoculodes hansenii*, *Halirages nilssoni*, *Gammarus wilkitzkii*, *Ischyrocerus latipes*, *Mesidothea sabini robusta*, *Mesidothea sibirica*, *Synidothea bicuspidata*.

В состав третьей группы входят тепловодные баренцовские формы субарктического характера — *Hippomedon propinquus*, *Centromedon pumilus*, *Chironesimus debruyni*, *Stegocephaloides auratus*, *Pardalisca cuspidata*, *Monoculodes borealis*, *Haliragoides inermis*, *Epimeria loricata*, *Eurystheus melanops*, *Erichthonius brasiliensis*, *Ilyarachna hirticeps*, *Calathura brachiata*.

Четвертую группу составляют тепловодные северо-атлантические и западно-гренландские формы — *Paralibrotus setosus*, *Orchomene pectinata*, *Tryphosa hörringi*, *Schisturella pulchra*, *Phippsiella similis*, *Ampelisca latipes*, *Pardalisca abyssi*, *Halirages elegans*, *Neohela monstrosa*.

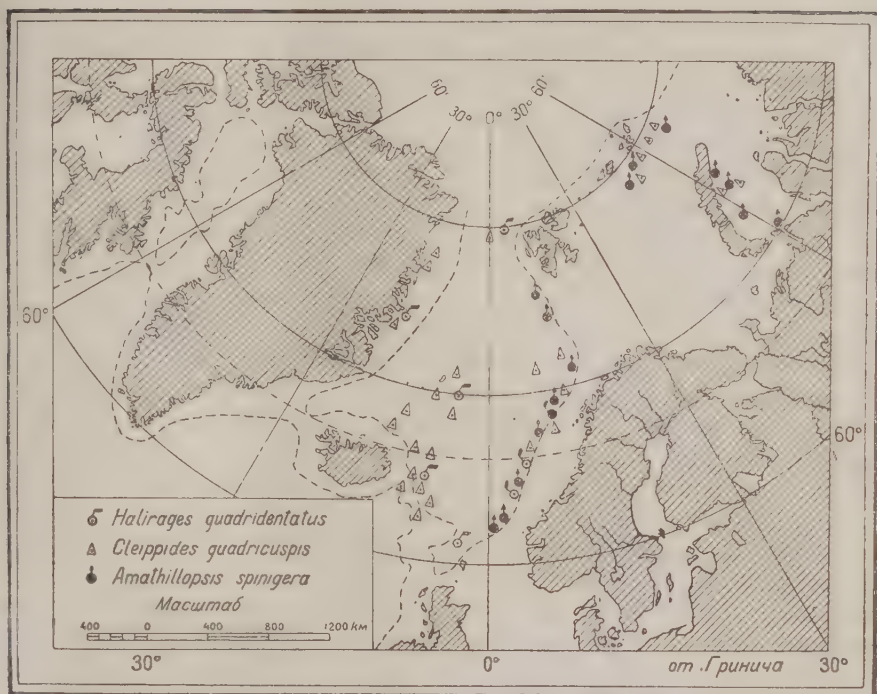
Пятая группа образована представителями фауны глубокого полярного бассейна — *Halirages quadridentatus*, *Rhachotropis lomonsovi*, *Amathillopsis spinigera*, *Ischyrocerus brevicornis*, *Cleippides quadriscuspis*, *Eurycope hansenii*, *Munnopsurus giganteus*, *Gnathia stygia*.

Десять видов — *Hippomedon rylovi*, *Socarnoides eugenovi*, *Tryphosa rusanovi*, *Pleustes tuberculatus*, *Pleustes medius*, *Stenopleustes eldingi*, *Ischyrocerus brusilovi*, *Ischyrocerus tuberculatus*, *Gnathia robusta* и *Ilyarachna dubia* — нельзя поставить ни в одну из этих групп, так как их природа совершенно неясна.

Такого рода зоогеографическая пестрота фауны *Isopoda* и *Amphipoda* северной части Карского моря объясняется сложным перекрестным влиянием вод различного происхождения, встречающихся в этом гидрологически очень сложном районе. По имеющимся в литературе данным в северной части Карского моря наблюдаются и атлантические воды Полярного бассейна, и атлантическая вода, проникающая сюда через Баренцево море, и обь-енисейские воды, и местные карские. Естественно поэтому, что и фауна здесь разнообразна и неоднородна по своей зоогеографической природе.

Горизонтальное распределение бентонической фауны ракообразных в пределах района, охваченного исследованиями, очень неравномерно и отличается некоторой мозаичностью. В основном распределение





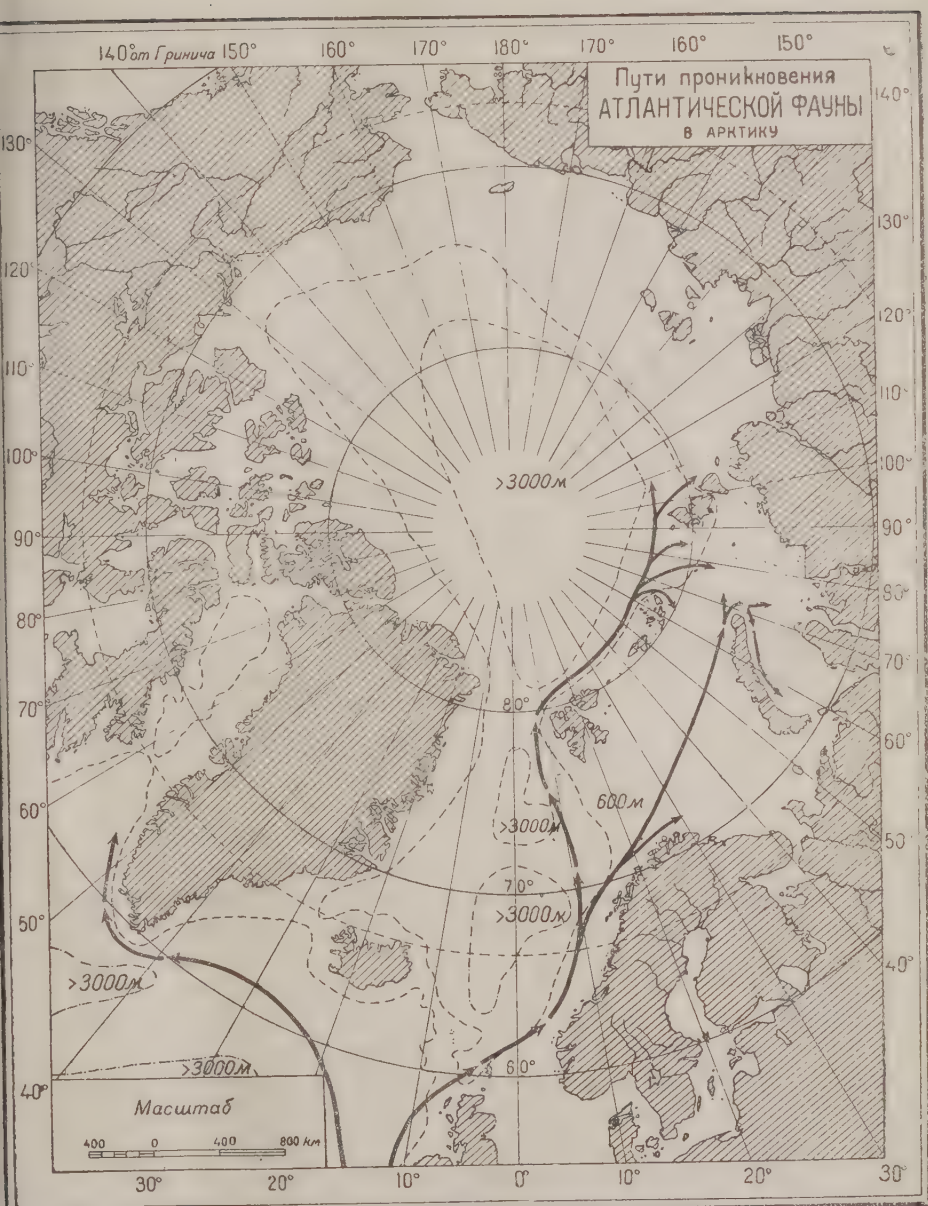
Карта 3. Географическое распространение форм Полярного бассейна

различных по своему происхождению групп обуславливается двумя моментами: во-первых, распределением глубин и, во-вторых, распределением различных по происхождению вод. Прежде чем перейти к рассмотрению горизонтального распределения *Amphipoda* и *Isopoda* в северной части Карского моря, остановимся на вопросе о так называемых биологических показателях или биологических индикаторах. Карское море дает ряд прекрасных примеров. В этом же смысле мы и будем говорить о биологических показателях для вод различного происхождения.

Искать биологических показателей, конечно, надо среди таких форм, которые благодаря своей стенобионтности ограничены в своем распределении и распространении; присутствие их в некоторых случаях может дать некоторые указания гидрологу на характер и происхождение вод, омывающих тот или иной район. Банальные формы, широко распространенные по всей Арктике и встречающиеся вследствие своей эврибионтности чуть ли не на каждой станции при соответствующих глубинах и грунтах, не могут служить теми или иными показателями. Это будут формы индифферентные. Первая группа видов, выделенная нами из состава фауны ракообразных северной части Карского

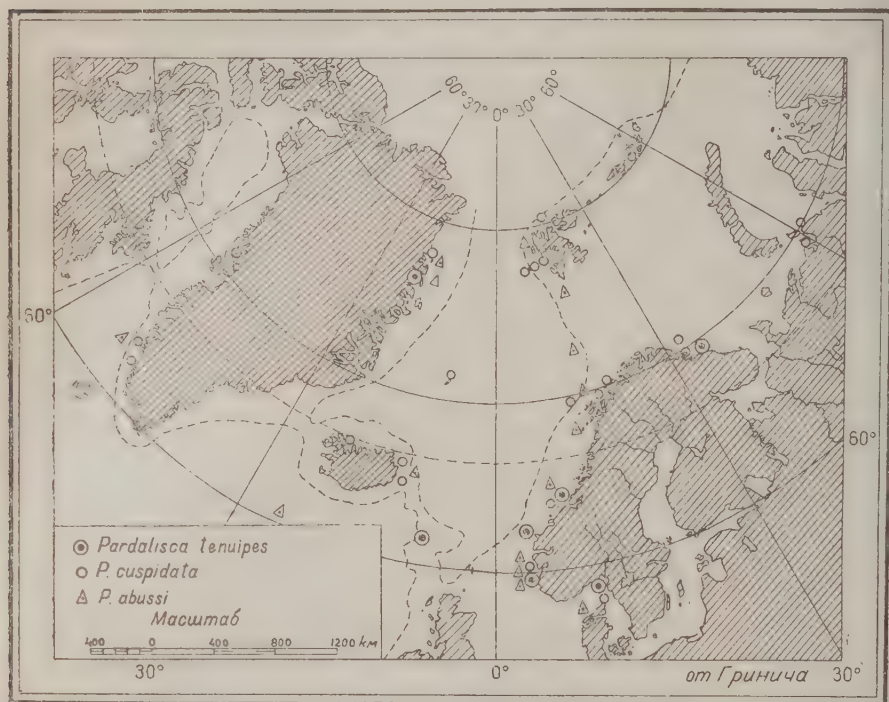
моря и образующая ее основное ядро, как-раз является группой таких зоогеографически индифферентных видов. Все они индифферентны в условиях Карского моря, где почти всюду у дна царят отрицательные температуры. Совершенно так же в условиях Баренцова моря банальнейшие для этого моря формы, как *Epimeria loricata*, *Pleustes pinophilus*, *Aristias tumidus* и некоторые другие, равномерно распределены по всему морю, где имеются подходящие глубины и грунты, и являются для Баренцова моря формами индифферентными. Однако, если эти виды попадают в Карское море, то здесь они распределяются крайне неравномерно и зависят от распределения течений. Ясно, что типично баренцовские виды, индифферентные для Баренцова моря, в условиях Карского моря становятся уже биологическими показателями присутствия вод Баренцова моря, вместе с которыми они и распространяются по Карскому морю. С другой стороны, такие банальные высокоарктические виды, как *Socarnes bidenticulatus*, *Acanthostepheia mulmgreni*, крупные *Stegocephalus inflatus* и *Anonyx nuga*, индифферентные для Карского моря и широко в нем распространенные, в условиях Баренцова моря становятся уже редкими и превращаются в показатели арктических вод. Если в Карском море показателями западных баренцовских вод атлантического происхождения могут служить банальные баренцовские формы, то в Баренцовом море показателями арктических вод будут банальные карские формы, а показателями западных атлантических вод будут уже более или менее широко распространенные в северной части Атлантического океана бореальные виды, вроде *Tryphosa nanoides*, *Harpinia antennaria*, *Erichthonius brasiliensis* и др. Таким образом для каждого крупного бассейна приходится выделять свои биологические показатели. При выборе их нужно считаться с глубинами и грунтами, и только после нивелирования их можно, зная географическое распространение данной формы, считать ее характерной для тех или иных вод.

В данный момент мы можем указать ряд более или менее надежных показателей вод Полярного бассейна (вероятно, эти формы широко распространены в его пределах), заходящих вместе с ними в языки больших глубин между Гренландией, Шпицбергом и Норвегией к северу от порога В. Томсона и, как теперь оказалось, проникающих в северную и отчасти даже в южную часть Карского моря по глубоким желобам, соединяющимся непосредственно с глубинами Полярного бассейна. *Amathillopsis spingera*, *Cleippides quadricuspis* и *Hali-rages quadridentatus* из *Amphipoda* и *Gnathia stygi* и *Eurycope han-seni* из *Isopoda* являются хорошими показателями присутствия вод Полярного бассейна. Эти формы будут служить показателями „полярных вод“ и в Карском, и в Баренцовом, и в Норвежском морях (карта фиг. 3). На этой карте пунктиром обозначена граница больших глубин свыше 1 000 м. Характерно, что ни один из этих трех видов не выхо-



Карта 4





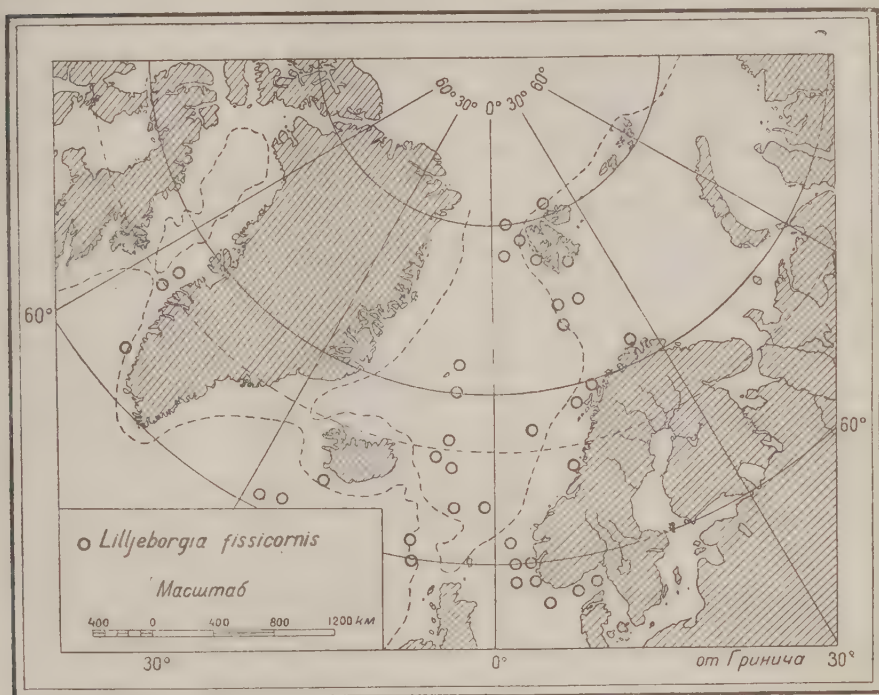
Карта 5. Географическое распространение *Lilljeborgia fissicornis* (по К. Stephensen)

дит за пределы порога В. Томсона и держится в языке больших глубин, отходящих от ложа Полярного бассейна. Показателями вод атлантических, собственно говоря, гольфстримных вод в Арктике, огибающих с севера Шпицберген и Землю Франца-Иосифа и минующих Баренцево море, служат *Lilljeborgia fissicornis* (карта 5) и виды рода *Pardalisca*, особенно *Pardalisca abyss* (карта 6). На этих картах, составленных К. Stephensen, чрезвычайно эффектно иллюстрируется проникновение этих бореальных атлантических форм в Арктику по путям отдельных ветвей Гольфстрима (в Дэвисов пролив вместе с течением Ирмингера, к Шпицбергену с ветвью западно-шпицбергенского течения; живут они в теплых водах к югу от порога В. Томсона).

Показателей западно-гренландских вод и вод Баренцева моря мы выделим по мере дальнейшего изложения. Итак, для того чтобы лучше разобраться в составе фауны северной части Карского моря и наметить характер и пути обмена этой фауны с фауной прилежащих водоемов, распределим весь фактический материал по глубинам.

Здесь ясно выделяются четыре района: I район — максимальных глубин от 500 до 300 м; II район — средних глубин от 300 до 150 —





Карта 6. Географическое распространение видов рода *Pardaliscia* (по К. Stephensen, 1931)

120 м; III район — малых глубин от 120 до 50—40 м и IV район — мелководный, от 40 до 20—15 м глубины. Самые мелководные прибрежные районы — от 15 до 0 м — вокруг островов в фаунистическом отношении остались неисследованными. Рассмотрим каждый из четырех районов отдельно.

I район охватывается станциями 76, 77, 80, 83, 85 („Ермак“ 1901 г.), станциями 1, 2, 3, 7, 8, 9, 11, 12, 14 („Ломоносов“ 1931 г.), станциями 25 и 26 („Седов“ 1923 г.) и станцией 44 („Седов“ 1930 г.).

Глубины от 300 до 500 м. Дно покрыто коричневатым илом с массой корненожек, иногда с железисто-марганцевыми конкрециями. Соленость от  $34.72\text{‰}$  до  $35.01\text{‰}$ ; придонные температуры от  $+1.60^\circ$  до  $-1.07^\circ$ .

Фауна ракообразных (*Isopoda* и *Amphipoda*) из 39 видов:

*Calathura brachiata* — станция 2  
 \**Munnopsurus giganteus* — станции 25, 7, 3, 12, 14  
*Munnopsis typica* — станции 1, 12, 14

\**Eurycope hanseni* — станции 44, 8, 9, 11  
*Eurycope cornuta* — станции 11, 12, 14  
*Iliyarachna hirticeps* — станция 8

*Mesidothea sabini sabini* — станции 8, 9, 11, 12, 14  
*Mesidothea sibirica* — станция 14  
*Gnathia robusta* — станция 1  
*\*Gnathia stygia* — станции 8, 9  
*Socarnes bidenticulatus* — станция 76  
*Aristias tumidus* — станция 1  
*Onisimus normanni* — станция 1  
*Lepidepcreum umbo* — станции 7, 9  
*Stegocephalus inflatus* — станции 80, 3, 12, 14  
*Phippsiella similis* — станция 44  
*Stegocephaloides auratus* — станция 1  
*Pleustes panoplus* — станция 1  
*Parapleustes pulchellus* — станция 12  
*Stenopleustes eldingi* — станция 1  
*Rozinante fragilis* — станция 3, 14  
*Halirages elegans* — станции 1, 2, 14, 11  
*\*Halirages quadridentatus* — станция 12  
*Halirages fulvocinctus* — станция 1, 14

*Paroediceros intermedius* — станции 9, 11  
*Haliragoides inermis* — станции 12, 14  
*Paroediceros lynceus* — станции 25, 44, 17  
*Arrhis phyllonyx* — станции 44, 8, 9, 11, 1, 14  
*Epimeria loricata* — станции 25, 83  
*Rhachotropis helleri* — станции 76, 44, 1, 12, 14  
*\*Rhachotropis lomonosovi* — станции 83, 9, 7, 8, 11, 12  
*Eusirus cuspidatus* — станции 83, 85  
*\*Amathillopsis spinigera* — станции 25, 26, 80, 85, 7, 8, 12  
*Acanthozone cuspidata* — станции 3, 14  
*Paramphithoe hystrix* — станция 1  
*Unciola leucopis* — станции 2, 12  
*Ischyrocerus enigmaticus* — станция 44  
*\*Ischyrocerus brevicornis* — станция 8  
*Themisto libellula* — станции 80, 1, 8, 9, 11, 3, 14

В этом списке обращает на себя внимание присутствие кроме банальных, в зоогеографическом смысле более или менее индифферентных форм, еще форм глубокого Полярного бассейна и форм более или менее тепловодных, баренцовских. Это указывает на то, что большие глубины в северной части Карского моря, с одной стороны, оказываются под влиянием Баренцова моря, с другой же стороны, связаны с глубинами Полярного бассейна в фаунистическом отношении. Такие формы, как *Munnopsurus giganteus*, *Eurycorpe hanseni*, *Gnathia stygia*, *Halirages quadridentatus*, *Amathillopsis spinigera* и *Ischyrocerus brevicornis*, найденные Норвежской атлантической экспедицией в языках больших глубин Полярного бассейна, заходящих между Гренландией, Исландией и Фарерами к северу от порога В. Томсона, и отсутствующие во всем Баренцовом море, обнаружены на ряде станций, расположенных в таких же языках больших глубин к северу от Новой Земли (станции 83, 7, 8, 9, 11, 12) и также, повидимому, связанных с глубоким бассейном Полярного моря. Как-раз эти формы я и считаю руководящими для фауны ракообразных глубоких частей северного района Карского моря. Наиболее резко влияние Полярного глубокого бассейна выражено на станциях 8 и 9 („Ломоносов“ 1931 г.).

Что касается станций 1, 2 и 3 и отчасти станции 4 („Ломоносов“ 1931 г.), то здесь, несмотря на большие глубины, достигающие

512 м, не только нет ни одной формы Полярного бассейна, но, наоборот, фауна *Amphipoda* почти вся исключительно западного баренцовского происхождения (*Gnathia robusta*, *Onisimus normanni*, *Fleustes panoplus*, *Aristias tumidus*, *Halirages elegans*, *Unciola leucopis*, *Calathura brachiata*) и один вид северо-атлантический (*Stegocephaloides auratus*). На станциях 1, 2 и 3 („Ломоносов“ 1931 г.), особенно на первых двух, ясно видно влияние атлантических вод, проходящих через Баренцово море, и проникновение более или менее тепловодных субарктических форм в Карское море над мысом Желания. Такое же влияние баренцовских вод сказывается на станции 25 („Седов“ 1929 г.) и на станции 83 („Ермак“ 1901 г.—присутствие *Epimeria loricata*), хотя одновременно сюда заходят и формы глубокого Полярного бассейна (*Amathillopsis* и *Munnopsurus*). Все остальные формы *Isopoda* и *Amphipoda* более или менее равномерно распределены по всем станциям как по „тепловодным“, так и по станциям „Полярного бассейна“ и являются зоогеографически индифферентными.

II район охватывает станции 86, 82 и 79 („Ермак“ 1931 г.), станции 4, 15, 16, 17, 18, 19, 20 и 21 („Ломоносов“ 1931 г.), станции 49, 50, 56, 57, 58, 60 и 68 („Седов“ 1930 г.), с глубинами от 300 до 150—130 м. Дно завалено коричневым или серым илом и глиной с камнями. Температуры от  $-0.6^{\circ}$  до  $-1.97^{\circ}$ . Солености от  $34.58\text{‰}$  до  $34.97\text{‰}$ .

Фауна богатая и состоит из 35 видов *Isopoda* и *Amphipoda*.

*Munnopsis typica* — станции 16, 17, 18, 19, 20, 22, 50, 57, 58, 60, 49, 68

*Eurycope cornuta* — станции 18, 19, 49, 56, 58

*Munnopsurus giganteus* — станция 68

*Calathura brachiata* — станции 49, 50, 57, 68

*Mesidothea sabini sabini* — станции 15, 18, 19, 49, 50, 57, 58, 60, 68

*Mesidothea sibirica* — станции 15, 18, 19

*Paralibrotus setosus* — станции 16, 68

*Tmetonyx cicada* — станции 58, 68

*Anonyx nugax* — станции 49, 50, 58, 68

*Anisimus plautus* — станция 58

*Lepidepcreum umbo* — станции 49, 58, 60, 68

*Onisimus brevicaudatus* — станции 58

*Socarnes bidenticulatus* — станции 49, 68

*Orhomene pectinata* — станция 68

*Hippomedon holbölili* — станция 68

*Stegocephalus inflatus* — станции 16, 17, 49, 57, 58, 69, 79

*Byblis longicornis* — станция 68

*Halirages elegans* — станции 18, 58

*Halirages quadridentatus* — станция 17

*Haliragoides inermis* — станции 15, 17, 18, 57, 58, 60

*Rozinante fragilis* — станции 15, 49

*Acanthonotozoma cristatum* — станция 68

*Arrhis phyllonux* — станции 15, 16, 17, 49, 50, 57, 60, 68, 82

*Paroediceros lynceus* — станции 17, 58

*Acanthostephela malmgreni* — станции 15, 16, 17, 49, 50, 57, 58, 60, 68, 82, 86

*Pardalisca abyssi* — станция 68

*Lilljeborgia fissicornis* — станции 68  
*Cleippides quadricuspis* — станции 17, 58, 82, 86  
*Paramphithoe cuspidata* — станции 58, 68  
*Noiotropis smitti* — станции 15, 68

*Rhachotropis helleri* — станции 15, 17, 49, 50, 58, 60  
*Rhachotropis aculeata* — станция 68  
*Unciola leucopis* — станция 4  
*Neohela monstrosa* — станция 17, 58  
*Themisto libellula* — станции 17, 16, 20, 50

Анализируя этот список, мы видим, что здесь почти исключительно арктические и высокоарктические формы (руководящие напечатаны жирным шрифтом), 2 формы глубокого Полярного бассейна (*Munnopsurus* и *Halirages quadridentatus*), несколько баренцовских форм (*Unciola leucopis*, *Halirages elegans*, *Neohela monstrosa*, *Calathura brachiata*) и формы атлантические западно-гренландские (*Paralibrotus setosus*, *Pardalisca abyssi*, *Lilljeborgia fissicornis*, *Orchomene pectinata*).

Присутствие баренцовских форм на станциях 17 и 58 вместе с представителями фауны глубокого Полярного бассейна указывает на одновременное влияние со стороны Баренцова моря и Полярного бассейна на эти два разных района. Списки форм, найденных на станциях 17 („Ломоносов“ 1931 г.) и 58 („Седов“ 1930 г.) указывают на смешение здесь вод<sup>1</sup>. Чрезвычайно интересны, в смысле состава своей фауны, сборы со станции 16 и особенно со станции 68<sup>2</sup>. Замечательно, что здесь кроме индифферентных арктических видов нет ни форм Полярного бассейна, ни специально „баренцовских“ форм, но представлены все западно-гренландские виды моего списка, кроме одного. Все эти виды (*Paralibrotus setosus*, *Orchomene pectinata*, *Pardalisca abyssi*, *Lilljeborgia fissicornis*) совершенно не встречаются в Баренцовом море и, судя по их географическому распространению, идут из северной части Атлантического океана к Гренландии, вместе с течением Ирмингера заходят в Дэвисов пролив, с теплой ветвью огибают западный Шпицберген, идут, повидимому, к северу от него, огибают Землю Франца-Иосифа и затем уже с севера, минуя таким образом Баренцово море, спускаются в северную часть Карского моря в районе станций 16 и 68 (карты 6 и 4) и оттуда проходят даже в южную часть Карского моря (станции 41 и 42 экспедиции на ледоколе „Русанов“ 1932 г.), куда, кстати сказать, проникают также и формы Полярного бассейна *Amathillopsis spinigera* и *Halirages quadridentatus*.

III район — пояс глубин от 120 до 50 м — охватывает станции 51, 47, 48, 59, 61, 62, 65, 64, 66 и 67 („Седов“ 1930 г.). Грунты здесь — коричневые илы или камни и песчанистые илы, придонные солености от 33.22‰ до 34.72‰ и температуры от —1.48 до —1.82°.

<sup>1</sup> См. списки форм по станциям стр. 587—593.

<sup>2</sup> См. списки форм по станциям.



Фауна арктическая и состоит из 45 видов.

- Munnopsis typica* — станции 47, 48, 51, 61, 62, 64, 65, 66, 67  
*Munnopsurus giganteus* — станции 48, 51, 66  
*Calathura brachiata* — станции 48, 61  
*Mesidothea sabini sabini* — станции 47, 48, 51, 62, 65, 66, 67  
*Mesidothea sibirica* — станции 65, 66  
*Synidothea bicuspidata* — станция 65  
*Anonyx nugax* — станции 48, 51, 59, 61, 62, 64, 65, 67  
*Socarnes bidenticulatus* — станции 48, 62  
*Lepidepecreum umbo* — станции 47, 48, 51, 61, 62  
*Tmetonyx cicada* — станции 48, 62  
*Paralibrotus setosus* — станции 51, 62, 65  
*Onisimus plautus* — станция 65  
*Hippomedon propinquus* — станция 47  
*Socarnoides eugenovi* — станция 48  
*Schisturella pulchra* — станции 48, 61  
*Aristias tumidus* — станция 61  
*Tryphosa rusanovi* — станция 61  
*Acidostoma lat'corne* — станция 61  
*Hippomedon holböllii* — станции 61, 64  
*Onisimus derjugini* — станция 66  
*Stegocephalus inflatus* — станции 47, 48, 51, 50, 61, 62, 64, 65, 67  
*Ampelisca eschrichti* — станции 48, 51, 64  
*Byblis longicornis* — станция 64  
*Haploops laevis* — станция 65  
*Haploops tubicola* — станции 48, 66  
*Pardaliscia abyssi* — станции 59, 61  
*Paroedicerus lynceus* — станция 59  
*Arrhis phyllonix* — станции 47, 48, 51, 62, 65, 67  
*Aceroides latipes* — станции 45, 48  
*Acanthostephea malmgreni* — станции 47, 48, 61, 62, 65, 67  
*Ploustes tuberculatus* — станция 64  
*Rozinante fragilis* — станции 47, 67  
*Hallrages elegans* — станция 47  
*Cleippides quadricuspis* — станция 61  
*Rhachotropis aculeata* — станция 64  
*Rhachotropis helleri* — станции 47, 48, 51, 66, 67  
*Acanthonotozoma cristatum* — станции 47, 48, 61, 67  
*Acanthonotozoma inflatum* — станция 64  
*Nototropis smitti* — станции 51, 59, 62, 64, 65  
*Paraphithoe cuspidata* — станции 51, 62, 64, 65  
*Ischyrocerus brusilovi* — станции 47, 48  
*Ischyrocerus tuberculatus* — станция 61  
*Erichthonius brasiliensis* — станция 48  
*Caprella dubia* — станции 47, 62, 65  
*Themisto libellula* — станции 59, 64

Подавляющее большинство форм в этом списке относится к формам индифферентным. Однако, в этом районе небольших глубин обращает на себя внимание появление мелководных восточно-арктических видов (*Synidothea bicuspidata* и *Mesidothea sibirica*) и, главное, присутствие западно-гренландских более или менее тепловодных форм, вовсе не встреченных в Баренцовом море (*Schisturella pulchra*, *Pardaliscia abyssi*), и даже совсем бореального типа формы *Erichthonius brasiliensis*, найденной один раз на Кольском меридиане, на оси ветви Нордкапского течения в 1921 г., т. е. в год усиленного напора Гольфстрима. Пользуясь этими формами как биологическими показателями, разберем состав населения на станциях 48, 51, 59, 61 („Седов“ 1930 г.). Присутствие на станции 48 *Calathura brachiata* и *E. brasiliensis* указывает на

проникновение сюда баренцовой фауны, а появление здесь *Schisturella pulchra* (гренландская форма) — на влияние атлантических вод, проникающих сюда с севера. Станции 51, 59 и 61 характеризуются проникновением сюда атлантических вод, обошедших вокруг Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа, так как здесь добыты гренландские виды: *Paralibrotus setosus*, *Pardalisca abyssi*, *Acidostoma laticorne*, *Schisturella pulchra* и глубоководная атлантическая *Isopoda* — *Calathura brachiata*.

Все эти формы указывают на то, что в северную часть Карского моря проходят атлантические воды, но главная масса их проникает сюда не через Баренцево море, а приходит с северо-запада, обогнув Шпицберген и Землю Франца-Иосифа. Возможно, что путь их лежит вдоль континентальной ступени в море Виктории, и в Карское море они заходят по склонам глубоких желобов. Указанием на правильность последнего предположения может служить нахождение на станциях 48, 51 и 61 форм Полярного бассейна (*Munnopsurus giganteus*, *Cleippides quadricuspis*) наряду с атлантическими видами.

IV район — пояс малых глубин от 40 м до 20 м — захвачен станциями 45, 46, 52 и 53 („Седов“ 1930 г.). Грунты здесь — серые песчанистые илы, камни, гравий, песок; температуры от  $-1.52^{\circ}$  до  $-1.60^{\circ}$  C; солености от  $32.25\text{‰}$  до  $34.27\text{‰}$ .

Фауна состоит из 33 видов.

*Mesidothea sabini robusta* — станция 45

*Munnopsis typica* — станции 45, 46

*Anonyx nugax* — станции 45, 52

*Socarnes bidenticulatus* — станция 45

*Hippomedon holböllii* — станция 45

*Tmetonux cicada* — станция 45

*Centromedon pumilus* — станция 45

*Byblis longicornis* — станция 45

*Ampelisca latipes* — станция 46

*Stegocephalus inflatus* — станции 46, 52

*Monoculodes latimanus* — станция 46

*Monoculodes hansenii* — станция 45

*Aceroides latipes* — станция 45

*Acanthostephea pulchra* — станция 45

*Acanthostephea malmgrenii* — станция 45

*Pleustes tuberculatus* — станция 45

*Pleustes medius* — станции 45, 46

*Rozinante fragilis* — станция 45

*Halirages nilssoni* — станция 45

*Paroedicerus lynceus* — станции 45, 52

*Acanthonotozoma inflatum* — станция 45, 46

*Acanthonotozoma cristatum* — станция 46

*Syrrhoë crenulata* — станции 46, 52

*Pardalisca abyssi* — станция 46

*Rhachotropis aculeata* — станции 52, 53

*Rhachotropis helleri* — станция 52

*Weyprechtia pinguis* — станция 45

*Photis reinhardi* — станция 46

*Ischyroceus latipes* — станция 45

*Dulichia spinosissima* — станция 45

*Aeginina longicornis* — станция 45, 52

*Caprella dubia* — станция 46

Здесь характерно, как и везде в Карском море, появление на малых глубинах карских „эндемиков“ (*Monoculodes hansenii*) и мелководных

форм восточного сектора Арктики (*Acanthostepheia pulchra*, *Rozinante fragilis*, *Ischyrocerus latipes*). Обращают на себя внимание станции 45 и 46 к югу от острова Визе с представителями западно-гренландской фауны, отсутствующими в Баренцовом море (*Ampel sca latipes*, *Pleustes medius*, *Halirages nilssoni*, *Pardalisca abyssii*). Здесь нет уже ни одного представителя фауны Полярного бассейна и в основном фауна высокоарктическая.

На самых малых глубинах в северной части Карского моря, от 0 до 10 м, добыты только 2 формы (станция 54 — „Седов“ 1930 г.) — *Syrrhoë crenulata* и *Weyprechtia pinguis*.

Совсем особо приходится рассматривать пролив Вилькицкого и пролив Шокальского. Оба эти пролива связывают Карское море с морем Лаптевых, и изучение их представляет большой интерес с точки зрения обмена фаунами этих двух морей. К сожалению, драгировки в обоих проливах захватили только пояс средних глубин от 250 до 200 м. Было бы крайне интересно выяснить в дальнейшем состав фауны вышележащих зон.

Пролив Вилькицкого. Станции 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31 и 32 („Русанов“ 1932 г.). Глубины от 100 до 200 м. Грунты — камни, крупный песок, ил; солености от  $34.91^{0}_{100}$  до  $33.54^{0}_{00}$ ; температуры от  $-0.43^{\circ}$  до  $-1.61^{\circ}$ .

Фауна *Amphipoda* и *Isopoda* состоит из 39 видов.

*Calathura brachiata* — станции 22, 23, 26, 25, 29

*Mesidothea sabini* — станции 20, 21, 23, 25, 26

*Munnopsurus giganteus* — станции 20, 21

*Gnathia stygia* — станция 26

*Munnopsis typica* — станции 20, 21, 23, 26, 28, 29, 30

*Hyarachna hirticeps* — станция 23

*Eurycope cornuta* — станция 23

*Eurycope hanseni* — станции 20, 26, 21

*Socarnes bidenticulatus* — станции 20, 26

*Anonyx lilljeborgi* — станция 20

*Anonyx nugax* — станции 28, 32

*Hippomedon rylovi* — станция 29

*Tmetonyx cicada* — станции 28, 32

*Onismus affinis* — станции 25, 27

*Lepidepcreum umbo* — станции 20, 23, 26, 31

*Hippomedon propinquus* — станция 23

*Centromedon pumilus* — станция 23

*Pseudalibrotus glacialis* — станция 20

*Stegocephalus inflatus* — станции 20, 21, 23, 28, 29, 31

*Byblis gaimardi* — станции 29, 32

*Haploops tubicola* — станция 23

*Arrhis phyllonyx* — станции 20, 21, 22, 23, 25, 26, 30, 31, 32

*Acanthostepheia malmgreni* — станции 26, 28, 29, 30, 31, 32

*Rhachotropis helleri* — станции 20, 21, 22, 23, 29, 30, 32

*Rhachotropis lomonosovi* — станция 29

*Rhachotropis aculeata* — станции 28, 30, 31, 32

*Rhachotropis macropus* — станция 20

*Halirages quadridentatus* — станции 20, 21, 26

*Halirages elegans* — станции 23, 26, 29

*Rozinante fragilis* — станции 20, 21, 23, 26, 28, 29, 30, 31

**Haliragoides inermis** — станции  
20, 21, 29, 31, 32

*Nototropis smitti* — станция 28

*Acanthonotozoma cristatum* —  
станция 28

**Gammarus wilkitzkii** — станции  
20, 22, 23, 25, 26

**Amathillopsis spinigera** — стан-  
ция 29

*Themisto libellula* — станции 20,  
25, 28, 30

*Hyperia galba* — станция 32

*Caprella dubia* — станция 31

При анализе этого списка можно видеть, что к ядру фауны, состоящей из банальных арктических видов (*Munnopsis*, *Anonyx*, *Lepidopereum*, *Stegocephalus*, *Arrhis* и т. п.), прибавляются виды высокоарктические (*Socarnes*, *Pseudalibrotus*, *Onisimus* и др.). Сюда слабо проникает баренцовская фауна (*Calathura*, *Ilyarachna*, *Halirages elegans*) и сюда же, поднимаясь на относительно малые глубины, совершенно им несвойственные, проходят формы Полярного бассейна почти в полном составе (по отношению к северной части Карского моря) — *Munnopsurus giganteus*, *Ghathia stygia*, *Eurycope hansenii*, *Rhachotropis lomonosovi*, *Halirages quadridentatus* и *Amathillopsis spinigera*). Обращает на себя внимание присутствие *Gammarus wilkitzkii*, который характерен для Обь-Енисейского залива и моря Лаптевых. Совершенно другая картина наблюдается в проливе Шокальского, хотя глубины там те же самые.

Пролив Шокальского. Станции—9, 13, 16 и 18 („Русанов“ 1932 г.). Глубины от 100 до 250 м. Грунты—ил, песок и камни; солености от 34.18‰ до 34.65‰; температуры от —0.41° до —1.69° С.

Здесь обнаружено всего 13 видов *Isopoda* и *Amphipoda*.

*Mesidothea sabini sabini* — стан-  
ция 9, 16

**Calathura brachiata** — станции 9,  
16

*Anonyx nugax* — станции 9, 18

*Tmetonux cicada* — станция 18

*Chironesimus debruyni* — станция  
18

**Tryphosa hörringi** — станция 18

*Schisturella pulchra* — станция 18

*Stegocephalus inflatus* — станция  
18

*Cleippides quadricuspis* — станция  
18

**Pardalisca cuspidata** — станция 18

**Halirages elegans** — станция 18

*Nototropis smitti* — станция 18

*Themisto libellula* — станция 18

Хотя сборы из пролива Шокальского и небогаты, но характер они имеют совершенно неожиданный и прямо поразительный. Из 13 видов ракообразных 6 видов (напечатаны жирным шрифтом) совершенно чужды Арктике и в Баренцовом море редки или отсутствуют. Эти формы характерны для тепловодной глубинной части западной Гренландии и, очевидно, в пролив Шокальского попадают, обогнув с севера Северную Землю. Нахождение таких форм, как *Tryphosa hörringi*, *Chironesimus*, *Schisturella*, *Pardalisca cuspidata*, в самом сердце высокой Арктики прямо парадоксально. Путь их, вероятно, лежит к северу от Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Северной Земли, вдоль континентальной ступени с запада на восток, причем частично они спускаются



и к югу — в северную часть Карского моря и пролив Шокальского. Тепловодный характер фауны пролива Шокальского подчеркивается еще тем, что здесь, в противоположность фауне пролива Вилькицкого, не только нет ни одной из форм Полярного бассейна, но отсутствуют даже такие обычные высокоарктические виды, как *Rhachotropis*, *Lepidoporeum* и др., а нормально очень крупные в Карском море *Anonyx nuxa* и *Stegocephalus inflatus* здесь представлены вдвое меньшими размерами.

На основании краткого обзора обработанных мною материалов можно следующим образом резюмировать основные выводы:

1. В основном фауна *Isopoda* и *Amphipoda* северной части Карского моря состоит из арктических, широко распространенных по всей Арктике, циркумполярных видов и из высокоарктических видов, не заходящих в субарктические воды юго-западной части Баренцова моря. Эти формы распределены более или менее равномерно по всему исследованному району и мало зависят от распределения глубин.

2. На средних и малых глубинах северной части Карского моря мы имеем дело с настоящей оригинальной арктической фауной. Представители этой фауны в большинстве случаев (при современном состоянии наших знаний) являются эндемиками Карского моря и принадлежат также к основному ядру карской фауны ракообразных.

3. К основному ядру карской фауны в северной части Карского моря прибавляются формы Полярного бассейна, представители фауны Баренцова моря и северо-атлантические и западно-гренландские виды, отсутствующие в соседнем Баренцовом море.

4. Представители фауны глубокого Полярного бассейна — *Eurycope hansenii*, *Gnathia stygia*, *Amathillopsis spinigera*, *Halirages quadridentatus* и *Rhachotropis lomonosovi* — могут служить биологическими показателями присутствия „полярных“ вод в северной части Карского моря.

5. Представители фауны Баренцова моря — *Epimeria loricata*, *Halirages elegans*, *Pleustes panoplus*, *Unciola leucopis*, *Calathura brachiata* и *Ilyarachna hirticeps* — могут служить биологическими показателями проникновения баренцовских вод в северную часть Карского моря.

6. Северо-атлантические и западно-гренландские виды — *Schisturella pulchra*, *Paralibrotus setosus*, *Neohela monstrosa*, *Tryphosa hörringi*, *Pardalisca abyssii*, *Ampelisca latipes*, *Lilljeborgia fissicornis*, отсутствующие в Баренцовом море, — могут служить биологическими показателями проникновения атлантических вод в северную часть Карского моря, прошедших через Полярный бассейн, минуя Баренцово море.

7. Формы Полярного бассейна проходят в северную часть Карского моря по языкам больших глубин до 450—500 м, вдающихся с северо-запада в северную часть Карского моря и, повидимому, соединяющихся непосредственно с глубинами Полярного бассейна. Формы

Полярного бассейна появляются и к востоку от Северной Земли в проливе Вилькицкого, поднимаясь на средние глубины в 150—200 м.

8. Формы Баренцова моря проникают в северную часть Карского моря с запада между параллелями  $75^{\circ}$  и  $79^{\circ}31' N$  и меридианами  $60^{\circ}$  и  $68^{\circ}$  E и вокруг северной оконечности Новой Земли, примыкая к мысу Желания.

9. Формы северо-атлантические, характерные для тепловодной части западной Гренландии и отсутствующие в Баренцовом море<sup>1</sup>, проходят в северную часть Карского моря с севера, огибая западный и северный берег Шпицбергена и обходя с севера Землю Франца-Иосифа. Они идут по склонам глубоких желобов, вдающихся между островом Визе и Новой Землей и между островами Визе и Шмидта в Карское море с северо-запада, и заходят и в южную часть Карского моря, придерживаясь его максимальных глубин. Атлантическая фауна огибает, повидимому, и Северную Землю, спускаясь вдоль ее восточного побережья и появляясь в проливе Шокальского.

10. Карта 2 иллюстрирует явление проникновения в северную часть Карского моря форм Полярного бассейна, форм северо-атлантических и западно-гренландских и баренцовских видов. На карте изобат, составленной В. Визе, мной нанесены ареалы распространения каждой из этих трех различных по происхождению групп видов *Malacostraca*. И распределение и распространение их, повидимому, стоит в тесной связи с рельефом дна Карского моря. На этой карте хорошо видно, что баренцовская фауна заходит в северную часть Карского моря двумя языками, связанными с прохождением здесь атлантических вод, прошедших через Баренцово море. Один язык идет у Новой Земли над мысом Желания, другой приблизительно на 79-й параллели и доходит до меридиана  $68^{\circ}$  E. Северо-атлантические и западно-гренландские формы образуют три больших языка, связанных с глубокими желобами, вдающимися в Карское море с севера. Они идут вдоль склонов этих желобов между изобатами в 300 и 150 м и проходят по этим глубинам дальше к югу—в южную часть Карского моря.

Первый язык идет вдоль западного склона подводного хребта, соединяющего остров Визе и остров Уединения, т. е. вдоль восточного склона глубокого желоба, соединяющегося с дном Полярного бассейна, и проходит к югу вдоль восточного берега Новой Земли.

Второй язык идет вдоль восточного склона хребта остров Визе—остров Уединения, между изобатами в 250—150 м, по склонам глубокого желоба, вдающегося в северную часть Карского моря с северо-запада, между островами Визе и Шмидта.

Третий язык, образованный вторжением в Арктику северо-атлантических и западно-гренландских форм, лежит в проливе Шокальского

<sup>1</sup> Поскольку можно судить на основании наших современных знаний о фауне *Amphipoda* и *Isopoda* Баренцова моря.

и идет, повидимому, с севера через северную оконечность Северной Земли.

И, наконец, полярные формы образуют два языка. Один язык лежит на самом дне глубокого жолоба к западу от острова Визе, а второй язык заходит в пролив Вилькицкого, повидимому, с востока — из северной части моря Лаптевых, что подтверждается присутствием здесь *Pseudalibrotus glacialis*, формы, характерной для района, лежащего к северу от Новосибирских островов.

11. Сравнивая фауну *Isopoda* и *Amphipoda* северной части Карского моря с фауной его южной части, можно отметить некоторую ее обедненность: если в южной части насчитывается более 100 видов *Amphipoda*, то в северной, по нашим материалам, находится всего 87 видов. *Isopoda* и там и тут — по 13 видов. Если в смысле количества разница между видами и невелика, то в смысле качественного состава фауна северной части значительно отличается от фауны южной части моря.

Среди *Isopoda* в южной части моря преобладали мелководные и солоноватоводные формы (*Mesidothea entomon glacialis*, *Munna fabricii*, *Pleurogonium spinosissimum*, *Synidothea nodulosa*, *Synidothea bicuspidata*).

В северной части они отсутствуют и заменяются глубоководными формами Полярного бассейна и Баренцова моря (*Eurycope hanseni*, *Gnathia stygia*, *Nyarachna hirticeps*, *Gnathia robusta*).

Среди *Amphipoda* наблюдается то же самое: отсутствуют мелководные и солоноватоводные формы (*Onisimus botkini*, *Onisimus caricus*, *Onisimus sibiricus*, *Pseudalibrotus birulai*, виды рода *Orchomenella* и *Pontoporeia*, *Orchomene tschernyschevi*, *Atylus carinatus*, *Monoculodes schneideri*, *Lembos arcticus*, *Melita dentata*, *Gammaracanthus loricatus*, *Ischyrocerus pachtusovi*, *Metopa wiesei*, *Oedicerus minor* и др.) и некоторые из мелководных баренцовских форм (*Phoxocephalus holböllii*, *Ischyrocerus commensalis*, *Protomedea fasciata*), и вместо них появляется глубоководная фауна Полярного бассейна (*Amathillopsis*, *Cleippides*, *Rhachotropis omonosovi*, *Halirages quadridentatus*), северо-атлантические формы, отсутствующие в Баренцовом море (*Neohela monstrosa*, *Paralibrotus setosus*, *Schisturella pulchra*, *Phippsiella similis*, *Stegocephaloides auratus*, *Pardalisca cuspidata* и др.), и глубоководные формы Баренцова моря (*Calathura brachiata*, *Epimeria loricata*, *Ericthonius brasiliensis*).

12. По сравнению с фауной Баренцова моря фауна ракообразных Карского моря характеризуется оригинальностью (эндемичные высокоарктические формы), высокой арктичностью, присутствием форм Полярного бассейна, глубоководных северо-атлантических видов, не встречающихся даже и в юго-западной части Баренцова моря<sup>1</sup>, и наличием большого количества форм восточного сектора Арктики, для

<sup>1</sup> Причина отсутствия этих видов в Баренцовом море заключается, вероятно, в том, что Баренцово море сравнительно мелководно и лежит целиком в пределах континентальной ступени.



которых Новая Земля является барьером к их распространению на запад.

13. Соседнее море Лаптевых имеет гораздо более бедную и однообразную фауну ракообразных, состоящую, главным образом, из мелководных эврихалинных и солоноватоводных форм, тогда как северная часть Карского моря обладает богатой и разнообразной по происхождению глубоководной фауной, характерной для нормальных морских соленостей не ниже 33‰.

14. Обмен фауны Карского моря с фаунами Полярного бассейна и северной Атлантики осуществляется при помощи глубоких желобов, вдающихся в Карское море с северо-запада. Баренцево море обменивается фауной с северной частью Карского моря, главным образом, в районе мыса Желания. Обмен фаунами между Карским морем и морем Лаптевых происходит, повидимому, преимущественно через пролив Вилькицкого (присутствие здесь *Gammarus wilkitzkii* и *Pseudalibrotus glacialis*).

15. Языки больших глубин, вдающихся в Карское море с северо-запада, представляют собой пути проникновения в Карское море фауны Полярного бассейна, с одной стороны, и глубоководной северо-атлантической фауны, — с другой. Ветвь атлантического течения, огибающая мыс Желания, служит путем проникновения в Карское море лишь более или менее тепловодных форм Баренцева моря.

16. Северо-атлантические формы, стремясь распространиться в Арктику, идут вдоль континентальной ступени прямо на север к западному побережью Шпицбергена вместе с теплыми водами атлантического течения; заходят с течением Ирмингера в теплую глубоководную часть Дэвисова пролива и западной Гренландии; вдоль побережья Норвегии, вместе с теплыми водами, проходят порог В. Томсона, идут прямо на север до западного Шпицбергена и огибают его с севера. Часть этих форм, более эврибатная, заходит с Нордкапским течением в Баренцево море и достигает берегов Новой Земли и меридиана 68° E на параллели 79° N (например *Epimeria loricata*). Большинство проникших в Арктику северо-атлантических глубоководных форм, огибая с севера Шпицберген, идет, повидимому, вдоль континентальной ступени в море Виктории к северу от Земли Франца-Иосифа и проходит к северной оконечности Северной Земли и далее на восток. На пути между Землей Франца-Иосифа и Новосибирскими островами этот мощный поток атлантической фауны в Арктике дает ряд ответвлений к югу. Одна ветвь этого пути, имеется, повидимому, у южного края Земли Франца-Иосифа, где-то между нею и 80° N; две другие ветви проходят по склонам глубоких желобов, вдающихся в северную часть Карского моря с северо-запада между Новой Землей и островом Визе с одной стороны хребта острова Визе — острова Уединения и между островами Визе и Шмидта с другой стороны этого хребта.



Последняя известная нам ветвь, идущая к югу от основного пути атлантической фауны в Арктике, лежащего к северу от Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Северной Земли, проходит, вероятно, с восточной стороны крайних северных островов Северной Земли и заходит в пролив Шокальского.

Ниже приводим, в качестве материала, списки ракообразных по станциям.

## ЭКСПЕДИЦИЯ НА ЛЕДОКОЛЕ

„СЕДОВ“ В 1929 г.

СБОРЫ Г. ГОРЕБУНОВА

Станция 25. 78°38' N, 63°10' E.

Глубина 363 м

*Amathillopsis spinigera*—1 (*l*=38 мм)*Epimeria loricata*—1 (*l*=15 мм)*Halirages fulvocinctus*—1

Станция 26. 79°11' N, 69°55' E.

Глубина 480 м

*Paroedicerus lynceus*—1*Munnopsurus giganteus*—1*Eusirus holmi*—1

## ЭКСПЕДИЦИЯ НА ЛЕДОКОЛЕ „ЕР-

МАК“ В 1931 г.

СБОРЫ Д-РА ЧЕРНЫШЕВА

Станция 72. 76°35' N, 61°11' E.

Глубина 111 м

*Stegocephalus inflatus*—1 (*l*=40 мм)*Acanthozone cuspidata*—1 (*l*=24 мм)*Anonyx nugax*—2 (*l*=37 мм)*Ampelisca eschrichti*—8 (*l*=35 мм)

Станция 76. 77°53' N, 61°29' E.

Глубина 356 м

*Socarnes bidenticulatus*—1*Rhachotropis helleri*—1*Munnopsurus giganteus*—1

Станция 79. 79°30' N, 60°50' E.

Глубина 225 м

*Stegocephalus inflatus*—3

Станция 80. 79°15' N, 60°44' E.

Глубина 323 м

*Amathillopsis spinigera*—1 (*l*=32 мм)*Stegocephalus inflatus*—1*Themisto libellula*—1

Станция 82. 80°26' N, 64°14' E.

Глубина 204 м

*Acanthostephea malmgreni*—8*Cleippides quadricuspis*—1*Arrhis phyllonyx*—1

Станция 83. 79°45' N, 65°09' E.

Глубина 358 м

*Acanthostephea malmgreni*—4 (*l*=27 мм)*Rhachotopsis lomonosovi*—1*Eusirus cuspidatus*—1*Epimeria loricata*—4

Станция 85. 78°07' N, 63°33' E.

Глубина 362 м

*Eusirus cuspidatus*—1*Amathillopsis spinigera*—1

Станция 86. 77°31' N, 64°34' E.

Глубина 280 м

*Cleippides quadricuspis*—32 (*l*=67 мм)*Paramphithoe hystrix*—9 (*l*=28 мм)*Acanthostephea malmgreni*—4 (*l*=39 мм)*Stegocephalus inflatus*—3 (*l*=31 мм)

## ЭКСПЕДИЦИЯ НА ЛЕДОКОЛЕ

„СЕДОВ“ В 1930 г.

СБОРЫ Г. ГОРЕБУНОВА

Станция 44. 78°58' N, 68°25' E.

Глубина 350 м

*Eurycope hanseni*—2 (*l*=10 мм)*Paroedicerus lynceus*—1*Arrhis phyllonyx*—3*Rhachotropis helleri*—1*Ischyrocerus enigmaticus*—1*Phippsiella similis*—1 (*l*=11 мм)

Станция 45. 79°27' N, 76°40' E.

Глубина 34 м

*Mesidothea sabini robusta* —  
1 + juv,  
*Munnopsis typica* — 2 ( $l = 15$  мм)  
*Anonyx nugax* — 18  
*Acanthostepheia pulchra* — 15  
*Acanthostepheia malmgreni* — 3  
*Socarnes bidenticulatus* — 1  
*Pleustes tuberculatus* — 20  
*Weyprechtia pinguis* — 7  
*Acanthonotozoma inflatum* — 9  
*Rozinante fragilis* — 57  
*Byblis longicornis* — 1  
*Paroedicerus lynceus* — 2  
*Hippomedon holbölli* — 2  
*Tmetonyx cicada* — 1  
*Dulichia spinosissima* — 16  
*Monoculodes hansenii* — 2  
*Pleustes medius* — 1  
*Aceroides latipes* — 2  
*Halirages nilsoni* — 2 ( $l = 17$  мм)  
*Centromedon pumilus* — 1  
*Ischyrocerus latipes* — 1  
*Aeginina longicornis* — 6

Станция 46. 79°26' N, 78°03' E.

Глубина 42 м  
*Munnopsis typica* — 10  
*Pleustes tuberculatus* — 2  
*Acanthonotozoma cristatum* — 1  
*Syrroe crenulata* — 2  
*Acanthonotozoma inflatum* — 1  
*Pardaliscia abyssi* — 2  
*Stegocephalus inflatus* — 1 juv.  
*Ampeliscia latipes* — 1  
*Photis reinhardi* — 3  
*Eurysteus melanops* — 1  
*Caprella dubia* — 1  
*Monoculodes latimanus* — 1  
*Gammarus sp.* — juv. 1

Станция 47. 79°10' N, 78°50' E.

Глубина 105 м  
*Munnopsis typica* — 6  
*Mesidothea sabini sabini* — 4  
*Stegocephalus inflatus* — 3  
*Acanthonotozoma cristatum* — 1  
*Acanthostepheia malmgreni* — 13  
*Lepidepcreum umbo* — 3  
*Rozinante fragilis* — 11  
*Arrhis phyllonyx* — 8  
*Rhachotropis helleri* — 3  
*Halirages elegans* — 1  
*Hippomedon propinquus* — 1  
*Ischyrocerus brusilovi* — 1  
*Caprella dubia* — 1

Станция 48. 79°08' N, 78°10' E.

Глубина 95 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 7  
*Munnopsis typica* — 17  
*Munnopsurus giganteus* — 1  
*Calathura brachiata* — 3  
*Stegocephalus inflatus* — 11  
*Anonyx nugax* — 4  
*Socarnes bidenticulatus* — 1  
*Socarnoides eugenovi* — 5  
*Lepidepcreum umbo* — 1  
*Schisturella pulchra* — 1  
*Tmetonyx cicada* — 1  
*Acanthostepheia malmgreni* — 2  
*Ischyrocerus brusilovi* — 1  
*Acanthonotozoma cristatum* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 5  
*Erichthonius brasiliensis* (Dana) — 1  
*Rhachotropis helleri* — 8  
*Ampeliscia eschrichti* — 2  
*Aceroides latipes* — 2  
*Haploops tubicola* — 1

Станция 49. 78°55' N, 79°15' E.

Глубина 148 м  
*Eurycope cornuta* — 1  
*Mesidothea sabini sabini* — 18  
*Munnopsis typica* — 19  
*Calathura brachiata* — 1  
*Acanthostepheia malmgreni* — 15  
*Rozinante fragilis* — 2  
*Arrhis phyllonyx* — 9  
*Rhachotropis helleri* — 26  
*Stegocephalus inflatus* — 4  
*Lepidepcreum umbo* — 12  
*Anonyx nugax* — 1  
*Socarnes bidenticulatus* — 2

Станция 50. 78°20' N, 79°10' E.

Глубина 175 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 2  
*Munnopsis typica* — 1  
*Calathura brachiata* — 2  
*Acanthostepheia malmgreni* — 3  
*Rhachotropis helleri* — 2  
*Arrhis phyllonyx* — 3  
*Anonyx nugax* — 1  
*Parathemisto libellula* — 1

Станция 51. 77°53' N, 79°45' E.

Глубина 102 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 11  
*Munnopsurus giganteus* — 1  
*Munnopsis typica* — 19  
*Lepidepcreum umbo* — 4

- Anonyx nugax* — 5  
*Paralibotus setosus* — 2  
*Paramphithoe hystrix* — 4  
*Paratylus smitti* — 2  
*Acanthostephea malmgreni* — 15  
*Arrhis phyllonyx* — 5  
*Rhachotropis helleri* — 3  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
 Станция 52. 79°24' N, 31°13' E.  
 Глубина 24 м  
*Anonyx nugax* — 3  
*Stegocephalus inflatus* — 3  
*Rhachotropis aculeata* — 1  
*Syrrohe crenulata* — 11  
*Paroediceros lynceus* — 1  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Aeginina longicornis* — 1  
 Станция 53. 79°24' N, 91°13' E.  
 Глубина 24 м  
*Rhachotropis aculeata* — 2  
 Станция 54. 79°24' N, 91°13' E.  
 Глубина 3—5 м  
*Syrrohe crenulata* — 1  
 Станция 55. 79°24' N, 91°13' E.  
 Глубина 3 м  
*Weyprechtia pinguis* — 9  
 Станция 56. 79°25' N, 89°00' E.  
 Глубина 138 м  
*Eurycope cornuta* — 2  
*Calathura brachiata* — 1  
*Mesidothea sabini sabini* — 2  
*Munnopsis typica* — 6  
*Lepidepecreum umbo* — 3  
*Anonyx nugax* — 1  
*Acanthostephea malmgreni* — 8  
*Arrhis phyllonyx* — 6  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Haliragoides inermis* — 1  
 Станция 57. 79°55' N, 88°58' E.  
 Глубина 185 м  
*Eurycope cornuta* — 2  
*Munnopsis typica* — 25  
*Mesidothea sabini sabini* — 4  
*Calathura brachiata* — 2  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
*Acanthostephea malmgreni* — 2  
*Arrhis phyllonyx* — 3  
*Haliragoides inermis* — 4  
 Станция 58. 80°26' N, 88°37' E.  
 Глубина 170 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 6  
*Munnopsis typica* — 12  
*Tmetonyx cicada* — 2  
*Anonyx nugax* — 2  
*Onisimus plautus* — 1  
*Hippomedon holbölli* — 1  
*Lepidepecreum umbo* — 10  
*Onisimus brevicaudatus* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 4  
*Acanthostephea malmgreni* — 6  
*Paramphithoe hystrix* — 5  
*Cleippides quadricuspis* — 5  
*Arrhis phyllonyx* — 13  
*Paroediceros lynceus* — 1  
*Halirages elegans* — 1  
*Haliragoides inermis* — 1  
*Rhachotropis helleri* — 3  
*Neohela monstrosa* — 1  
 Станция 59. 80°47' N, 89°50' E.  
 Глубина 52 м  
*Anonyx nugax* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 3  
*Nototropis smitti* — 4  
*Pardalisca abyssi* — 3  
*Paroediceros lynceus* — 3  
*Parathemisto libellula* — 2  
 Станция 60. 79°00' N, 87°07' E.  
 Глубина 180 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 2  
*Munnopsis typica* — 27  
*Acanthostephea malmgreni* — 17  
*Arrhis phyllonyx* — 6  
*Haliragoides inermis* — 1  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Lepidepecreum umbo* — 1  
 Станция 61. 78°33' N, 86°20' E.  
 Глубина 119 м  
*Calathura brachiata* — 1  
*Munnopsis typica* — 3  
*Aristias tumidus* — 1  
*Anonyx nugax* — 11  
*Tryphosa rusanovi* — 1  
*Acidostoma laticorne* — 1  
*Lepidepecreum umbo* — 1  
*Schisturella pulchra* — 1  
*Hippomedon holbölli* — 1  
*Acanthostephea malmgreni* — 1  
*Cleippides quadricuspis* — 3  
*Stegocephalus inflatus* — 9  
*Acanthonotozoma cristatum* — 2  
*Pardalisca abyssi* — 1  
*Ischyrocerus tuberculatus* — 1  
 Станция 62. 78°02' N, 86°30' E.  
 Глубина 108 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 9  
*Munnopsis typica* — 18

*Socarnes bidenticulatus* — 3  
*Anonyx nugax* — 13  
*Lepidepcreum umbo* — 2  
*Tmetonyx cicada* — 2  
*Paralibrotus setosus* — 8  
*Acanthostepheia malmgreni* — 15  
*Paramphithoe hystrix* — 4  
*Arrhis phyllonyx* — 7  
*Nototropis smitti* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 24  
*Caprella dubia* — 1

Станция 64. 77°13' N, 85°38' E.

Глубина 53 м  
*Munnopsis typica* — 24  
*Paramphithoe hystrix* — 7  
*Nototropis smitti* — 2  
*Rhachotropis aculeata* — 2  
*Ampelisca eschrichti* — 1  
*Byblis longicornis* — 1  
*Pleustes tuberculatus* — 1  
*Acanthonotozoma inflatum* — 3  
*Stegocephalus inflatus* — 2  
*Anonyx nugax* — 2  
*Hippomedon holbölli* — 1  
*Themisto libellula* — 1

Станция 65. 76°38' N, 81°48' E.

Глубина 57 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 7  
*Mesidothea sibirica* — 2  
*Synidothea bicuspidata* — 3  
*Munnopsis typica* — 68  
*Paramphithoe hystrix* — 14  
*Acanthostepheia malmgreni* — 7  
*Paratylus smitti* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 1  
*Aceroides latipes* — 1  
*Haploops laevis* — 3  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
*Anonyx nugax* — 4  
*Onisimus plautus* — 1  
*Paralibrotus setosus* — 1  
*Caprella dubia* — 1

Станция 66. 76°38' N, 78°51' E.

Глубина 62 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 55  
*Mesidothea sibirica* — 1  
*Munnopsurus giganteus* — 2  
*Munnopsis typica* — 15  
*Acanthostepheia malmgreni* — 17  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Haploops tubicola* — 1  
*Onisimus derjugini* — 1

Станция 67. 67°30' N, 76°53' E.

Глубина 104 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 4  
*Munnopsis typica* — 40  
*Anonyx nugax* — 2  
*Acanthostepheia malmgreni* — 19  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
*Acanthonotozoma cristatum* — 1  
*Rozinante fragilis* — 8  
*Arrhis phyllonyx* — 12  
*Rhachotropis helleri* — 10

Станция 68. 76°36' N, 74°48' E.

Глубина 157 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 4  
*Munnopsurus giganteus* — 4  
*Munnopsis typica* — 8  
*Calathura brachiata* — 9  
*Anonyx nugax* — 25  
*Paralibrotus setosus* — 5  
*Lepidepcreum umbo* — 4  
*Tmetonyx cicada* — 19  
*Socarnes bidenticulatus* — 1  
*Orchomene pe tinata* — 5  
*Hippomedon holbölli* — 5  
*Stegocephalus inflatus* — 27  
*Byblis longicornis* — 17  
*Rhachotropis aculeata* — 13  
*Nototropis smitti* — 5  
*Paramphithoe hystrix* — 3  
*Acanthostepheia malmgreni* — 4  
*Acanthonotozoma cristatum* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 5  
*Pardalisca abyssi* — 2  
*Lilljeborgia fissicornis* — 3

ЭКСПЕДИЦИЯ НА СУДНЕ „ЛОМОНОСОВ“ В 1931 г.

СБОРЫ Л. РЕТОВСКОГО и В. ВАГИНА

Станция 1. 76°54' N, 70°02' E.

Глубина 512 м  
*Aristias tumidus* — 1  
*Onisimus normani* — 1  
*Paramphithoe hystrix* — 1  
*Paroedicerus lynceus* — 6  
*Monoculodes borealis* — 10  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Pleustes panoplus* — 2  
*Halirages fulvocinctus* — 7  
*Halirages elegans* — 1  
*Stegocephaloidea auratus* — 1  
*Stenopleustes eldingi* — 1  
*Themisto libellula* — 4  
*Munnopsis typica* — 7



- Gnathia robusta* — 2  
 Станция 2. 77°14' N, 70°00' E.  
 Глубина 475 м  
*Calathura brachiata* — 2  
*Munnopsurus giganteus* — 1  
*Halirages elegans* — 1  
*Unciola leucopis* — 2  
 Станция 3. 77°30' N, 70°00' E.  
 Глубина 320 м  
*Mesidothea sabini* — juv.  
*Munnopsurus giganteus* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
*Paramphithoe hystrix* — 1  
*Rozinante fragilis* — 1  
*Themisto libellula* — 1  
 Станция 4. 77°48' N, 70°10' E.  
 Глубина 290 м  
*Unciola leucopis* — 1  
 Станция 7. 78°30' N, 70°00' E.  
 Глубина 500 м  
*Amathillopsis spingera* — 3  
*Rhachotropis lomonosovi* — 2  
*Paroedicerus lynceus* — 1  
*Lepidopcreum umbo* — 1  
 Станция 8. 78°48' N, 71°42' E.  
 Глубина 475 м  
*Rhachotropis lomonosovi* — 12  
*Amathillopsis spinigera* — 2  
*Ischyrocerus brevicornis* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 1  
*Themisto libellula* — 2  
*Mesidothea sabini sabini* — 4  
*Gnathia stygia* — 3  
*Eurycope hanseni* — 8  
*Ilyarachna hirticeps* — 7  
 Станция 9. 78°32' N, 71°42' E.  
 Глубина 450 м  
*Munnopsurus giganteus* — 1  
*Eurycope hanseni* — 24  
*Mesidothea sabini sabini* — 4  
*Gnathia stygia* — 14  
*Paroedicerus intermedius* — 9  
*Ischyrocerus tuberculatus* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 3  
*Rhachotropis lomonosovi* — 54  
*Lepidopcreum umbo* — 12  
*Arrhis phyllonyx* — 6  
*Themisto libellula* — 2  
 Станция 11. 78°20' N, 74°25' E.  
 Глубина 400 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 8  
*Eurycope cornuta* — 1  
*Eurycope hanseni* — 1  
*Rhachotropis lomonosovi* — 3  
*Arrhis phyllonyx* — 8  
*Paroedicerus intermedius* — 1  
*Halirages elegans* — 1  
*Themisto libellula* — 1  
 Станция 12. 78°08' N, 73°40' E.  
 Глубина 426 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 8  
*Munnopsis typica* — 2  
*Munnopsurus giganteus* — 1  
*Eurycope cornuta* — 4  
*Parapleutes pulchellus* — 1  
*Amathillopsis spinigera* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
*Unciola leucopis* — 3  
*Arrhis phyllonyx* — 12  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Rhachotropis lomonosovi* — 1  
*Themisto libellula* — 1  
 Станция 14. 77°38' N, 73°40' E.  
 Глубина 308 м  
*Mesidothea sibirica* — 12  
*Munnopsis typica* — 7  
*Munnopsurus giganteus* — 2  
*Eurycope cornuta* — 18  
*Mesidothea sabini sabini* — 3  
*Stegocephalus inflatus* — 2  
*Paramphithoe hystrix* — 1  
*Rhachotropis helleri* — 9  
*Rozinante fragilis* — 2  
*Haliragoides inermis* — 9  
*Halirages elegans* — 1  
*Halirages julvocinctus* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 4  
*Themisto libellula* — 2  
 Станция 15. 77°22' N, 73°40' E.  
 Глубина 225 м  
*Munnopsis typica* — 26  
*Acanthostepheia malmgreni* — 17  
*Arrhis phyllonyx* — 8  
*Rhachotropis helleri* — 6  
*Rozinante fragilis* — 3  
*Nototropis smitti* — 1  
*Haliragoides inermis* — 10  
*Mesidothea sibirica* — 7  
*Mesidothea sabini sabini* — 6  
 Станция 16. 77°00' N, 73°40' E.  
 Глубина 224 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 4  
*Mesidothea sibirica* — 7  
*Munnopsis typica* — 2  
*Stegocephalus inflatus* — 5  
*Acanthostepheia malmgreni* — 3

- Arrhis phyllonyx* — 1  
*Paralibrotus setosus* — 1  
*Themisto libellula* — 1  
 Станция 17. 77°02' N, 76°00' E.  
 Глубина 211 м  
*Munnopsis typica* — 9  
*Acanthostepheia malmgreni* — 15  
*Rhachotropis helleri* — 12  
*Cleippides quadricuspis* — 1  
*Themisto libellula* — 4  
*Stegocephalus inflatus* — 5  
*Arrhis phyllonyx* — 19  
*Paroedicerus lynceus* — 1  
*Neohela monstrosa* — 1  
*Halirages quadridentatus* — 1  
*Haliragoides inermis* — 7  
 Станция 18. 77°40' N, 76°00' E.  
 Глубина 275 м  
*Munnopsis typica* — 43  
*Munnopsurus giganteus* — 7  
*Eurycope cornuta* — 1  
*Mesidothea sabini sabini* — 7  
*Mesidothea sibirica* — 6  
*Arrhis phyllonyx* — 5  
*Rhachotropis helleri* — 6  
*Halirages elegans* — 1  
*Hali agoides inermis* — 1  
*Themisto libellula* — 2  
 Станция 19. 77°54' N, 76°00' E.  
 Глубина 290 м  
*Munnopsis typica* — 29  
*Mesidothea sibirica* — 1  
*Mesidothea sabini sabini* — 1  
*Eurycope cornuta* — 1  
 Станция 20. 78°10' N, 76°00' E.  
 Глубина 260 м  
*Munnopsis typica* — 10  
*Themisto libellula* — 10  
 Станция 22. 77°32' N, 71°40' E.  
 Глубина 275 м  
*Munnopsis typica* — 7  
 ЭКСПЕДИЦИЯ НА ЛЕДОКОЛЕ „РУ-  
 САНОВ“ В 1932 г.  
 СБОРЫ В. ВАГИНА и Н. КОНДАКОВА  
 Станция 9. 78°49' N, 99°29' E.  
 Глубина 43–60 м  
*Calathura brachiata* — 1  
*Mesidothea sabini* — juv. 1  
*Anonyx nugax* — 1  
 Станция 13. 78°50' N, 100°43' E.  
 Глубина 252 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 2  
 Станция 16. 79°25' N, 100°52' E.  
 Глубина 256 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 11  
*Calathura brachiata* — 1  
 Станция 18. 79°17' N, 100°20' E.  
 Глубина 146 м  
*Cleippides quadricuspis* — 23  
*Anonyx nugax* — 2  
*Schisturella pulchra* — 3  
*Tryphosa horingi* — 2  
*Tmetonyx cicada* — 2  
*Chironesimus debruyni* — 1  
*Nototropis smitti* — 3  
*Halirages elegans* — 1  
*Pardalisca cuspidata* — 41  
*Stegocephalus inflatus* — 2  
*Themisto libellula* — 1  
 Станция 20. 77°46' N, 105°02' E.  
 Глубина 185 м  
*Eurycope hanseni* — 2  
*Munnopsis typica* — 4  
*Munnopsurus giganteus* — 4  
*Mesidothea sabini sabini* — 15  
*Lepidepcreum umbo* — 13  
*Scarnes bidenticulatus* — 2  
*Anonyx lilljeborgi* — 7  
*Pseudalibrotus glacialis* — 1  
*Hoploops tubicola* — 1  
*Rhachotropis macropus* — 1  
*Halirages quadridentatus* — 2  
*Haliragoides inermis* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 8  
*Gammarus wilkitzkii* — 15  
*Arrhis phyllonyx* — 24  
*Rozinante fragilis* — 1  
*Rhachotropis helleri* — 3  
 Станция 21. 77°54' N, 105°13' E.  
 Глубина 206 м  
*Munnopsis typica* — 2  
*Munnopsurus giganteus* — 1  
*Eurycope hanseni* — 4  
*Mesidothea sabini* — juv. 5  
*Stegocephalus inflatus* — 3  
*Arrhis phyllonyx* — 7  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Rozinante fragilis* — 2  
*Haliragoides inermis* — 1  
*Halirages quadridentatus* — 1  
 Станция 22. 78°01' N, 105°27' E.  
 Глубина 170 м.  
*Calathura brachiata* — 32  
*Gammarus wilkitzkii* — 2  
*Arrhis phyllonyx* — 1

- Rhachotropis helleri* — 1  
 Станция 23. 78°10' N, 105°38' E.  
 Глубина 177 м  
*Calathura brachiata* — 20  
*Munnopsis typica* — 2  
*Eurycope cornuta* — 1  
*Mesidothea sabini* — juv. 1  
*Ilyarachna hirticeps* — 1  
*Lepidepcreum umbo* — 2  
*Hippomedon propinquus* — 1  
*Centromedon pumilus* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
*Gammarus wilkitzkii* — 3  
*Rhachotropis helleri* — 10  
*Rozinante fragilis* — 3  
*Arrhis phyllonyx* — 9  
*Halirages elegans* — 2  
*Halloops tubicola* — 1  
 Станция 25. 77°58' N, 104°28' E.  
 Глубина 196 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 2  
*Calithura brachiata* — 4  
*Arrhis phyllonyx* — 1  
*Gammarus wilkitzkii* — 5  
*Onisimus affinis* — 1  
*Themisto libellula* — 2  
 Станция 26. 77°57' N, 103°40' E.  
 Глубина 188 м  
*Munnopsis typica* — 1  
*Eurycope hanseni* — 2  
*Calathura brachiata* — 19  
*Gnathia stygia* — 1  
*Mesidothea sabini* — juv. 2  
*Stegocephalus inflatus* — 4  
*Lepidepcreum umbo* — 10  
*Socarnes bidenticulatus* — 1  
*Acanthostepheia malmgreni* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 7  
*Halirages quadridentatus* — 3  
*Halirages elegans* — 2  
*Rozinante fragilis* — 1  
*Gammarus wilkitzkii* — 2  
 Станция 27. 77°56' N, 102°49' E.  
 Глубина 112 м  
*Onisimus affinis* — 1  
 Станция 28. 77°44' N, 102°50' E.  
 Глубина 111 м  
*Munnopsis typica* — 1  
*Anonyx nugax* — 6  
*Tmetonyx cicada* — 18  
*Stegocephalus inflatus* — 4  
*Rhachotropis aculeata* — 14  
*Acanthostepheia malmgreni* — 2  
*Nototropis smitti* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 1  
*Acanthonotozoma inflatum* — 1  
*Acanthonotozoma cristatum* — 1  
*Rozinante fragilis* — 1  
*Themisto libellula* — 3  
 Станция 29. 77°51' N, 102°34' E.  
 Глубина 162 м  
*Munnopsis typica* — 3  
*Mesidothea sabini sabini* — 1.  
*Calathura brachiata* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 4  
*Acanthostepheia malmgreni* — 3  
*Amathillopsis spiniger* — 1  
*Rhachotropis helleri* — 3  
*Arrhis phyllonyx* — 2  
*Rozinante fragilis* — 2  
*Byblis gaimardi* — 1  
*Rhachotropis lomonosovi* — 4  
*Haliragoides inermis* — 8  
*Halirages elegans* — 1  
*Hippomedon rylovi* — 1  
 Станция 30. 77°57' N, 102°20' E.  
 Глубина 112 м  
*Munnopsis typica* — 3  
*Acanthostepheia malmgreni* — 2  
*Rhachotropis aculeata* — 1  
*Rozinante fragilis* — 2  
*Rhachotropis helleri* — 2  
*Arrhis phyllonyx* — 1  
 Станция 31. 77°56' N, 101°32' E.  
 Глубина 129 м  
*Mesidothea sabini sabini* — 3  
*Acanthostepheia malmgreni* — 17  
*Arrhis phyllonyx* — 18  
*Rhachotropis aculeata* — 1  
*Rozinante fragilis* — 1  
*Haliragoides inermis* — 1  
*Stegocephalus inflatus* — 1  
*Lepidepcreum umbo* — 2  
*Caprella dubia* — 1  
 Станция 32. 77°56' N, 100°19' E.  
 Глубина 100 м  
*Mesidothea sabini* — juv. 2  
*Anonyx nugax* — 4  
*Tmetonyx cicada* — 1  
*Acanthostepheia malmgreni* — 3  
*Rhachotropis aculeata* — 4  
*Rhachotropis helleri* — 1  
*Haliragoides inermis* — 1  
*Arrhis phyllonyx* — 2  
*Byblis gaimardi* — 1  
*Hyperia galba* — 1

## ЛИТЕРАТУРА

1. Brüggén E., Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden-Fauna der Russischen Arktis. Записки Акад. Наук, VIII, т. 18, № 16, 1909.
2. Gurjanova E., Neue Formen arktischer Isopoden und Amphipoden, Zool. Anzeiger, 81, Heft 11—12, 1929.
3. Gurjanova E., Beiträge zur Fauna der Crustacea-Malacostraca des Arktischen Gebietes, Zool. Anzeiger, 86, Heft 9—10, 1930.
4. Gurjanova E., Die marinen arktischen Isopoden, Fauna Arctica, VI, Lief. 6, 1933.
5. Гурьянова Е., К фауне Crustacea моря Лаптевых, Исслед. морей СССР, вып. 15, 1932.
6. Gurjanova E., Zur Amphipodenfauna des Karischen Meeres, Zool. Anzeiger, 103, Heft 5—6, 1933.
7. Гурьянова Е., К фауне *Isopoda* и *Amphipoda* южной части Карского моря, Исслед. морей СССР, вып. 21, 1934.
8. Hansen H., Oversigt over de paa Dijnphna-Togtet insam. krebsdyr., Dijnphna-Togtets Zool., Togtets Zool.—Botan. Udbytte, 1887.
9. Hansen H., Malacostraca marine Gröenlandiae Occidentalis, Vidensk. Meddel. fra den Naturh. Forening, ser. 4, 9, 1888.
10. Hansen H.—Isopoda, The Danish Ingolf Expedition, VII, part 5, 1916.
11. Heller G., Die Crustaceen, Pycnogoniden und Tunicaten der K.-K. Österr.-Ungar. Nordpol-Expedition, Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch., Wien, Heft 35, 1878.
12. Hoek, Die Crustaceen, gesammelt während der Fahrten des „Willem Barents“ in den Jahren 1878—1879, Niederländ. Archiv für Zoologie, Suppl., B. I, 1882.
13. Книпович Н., Зоологические исследования на ледоколе „Ермак“ летом 1901 г., Ежег. Зоол. музея, Акад. Наук, VI, 1902.
14. Ohlin A., Bidrag till Kännedom om Malacostrakterna i Baffin-Bay och Smith Sound,—Acta Univers. Lundensis, Lunds Universitets Ars-Skr., vol. 31., Acta Reg. Soc. Lundensis, 6, 1895.
15. Sars G., Crustacea, Den Norske Nordhavs Expedition 1876—1878, 6, 1885.
16. Sars G., Crustacea, The Norw. North-Polar Expedition 1893—1895, Scient. Results, vol. V, 1902.
17. Sars G., Crustacea, Report of Second Norw Arctic Expedition on the „Fram“ 1898—1902, vol. III, № 18, 1909.
18. Stappers L., Crustacés Malacostracés, Duc d'Orléans. Campagne Arctique de 1907, 1911.
19. Stephensen K., Grönlands Krebsdyr og Pycnogonider, Meddelelser om Grnland, XXII, 1913.
20. Stephensen K., Amphipoda, I, II, III, The Danish Ingolf Expedition, vol. III, part 8, 1923, 1925, 1931.
21. Stephensen K., The Tanaidacea and Amphipoda of the Arctic, Fauna arctica, Bd. VI, Lief. 4, 1932.
22. Визе В. К гидрологии Карского моря, Изв. Росс. гидр. инст., № 4, 1922.
23. Визе В., и Кедров-Ливанский В., Новые данные по гидрологии Карского моря, Записки по гидрографии, XLVII, 1923.
24. Визе В. и Лактионов А., Глубоководные гидрологические наблюдения, Научные результаты экспедиции на Землю Франца-Иосифа летом 1929 г., Труды Инст. по изуч. Севера, вып. 49, 1931.
25. Визе В., К вопросу об островах в северной части Карского моря, Исслед. морей СССР, вып. 14, 1931.
26. Визе В. и Лактионов А., Глубоководные гидрологические наблюдения, Научн. результаты Арктической экспедиции на „Седове“ в 1930 г., Труды Аркт. инст., I, 1933.
27. Визе В., Наблюдения над поверхностным слоем воды в Баренцовом и Карском [морях в 1930 г., Труды Аркт. инст., т. I, 1933.



## E. GURJANOVA. THE ZOOGEOGRAPHY OF KARA SEA

(Contribution to the Fauna of Amphipoda and Isopoda of the Northern part of the Kara Sea)

## SUMMARY

Until the recent expeditions of the Arctic Institute of the USSR, our knowledge of the fauna of the northern part of the Kara Sea was limited to the scanty material collected by the Austrian „Tegetthof“ Expedition of 1872—1874 and the Russian Expedition on the „Yermak“ in 1901. The expeditions of the Arctic Institute in the years 1929—1932 collected rich and highly interesting material from the northern part of the Kara Sea. The present contribution is based on the collections of amphipods and isopods brought back by the ice-breaker „Sedov“ in 1929—1930 (collector—D-r. G. P. Gorbunov) the s/s „Lomonosov“ in 1931 (L. O. Retovsky and V. L. Vaguin); the ice-breaker „Russanov“ in 1932 (V. L. Vaguin and N. N. Kandakov), as well as on the collections of the „Yermak“ Expedition of 1901. At present 13 species of isopods and 87 species of amphipods are known for the northern Kara Sea. A list of these species is given at the beginning of this paper. A study of this list shows that the fauna of crustaceans of the northern part of the Kara Sea consists of different zoogeographical elements. The bulk of the fauna is formed by the most common circumpolar arctic species (57%), as *Munnopsis typica*, *Anonyx nugax*, *Rhachotropis helleri*, *Acanthostepheia malmgreni* etc. These are followed by the eastern arctic forms (*Onisimus*, several species, *Acanthostepheia behringiensis*, *Gammarus wilkitzkii* etc.), the warm-water subarctic forms of the Barents Sea (as *Centromedon pumilus*, *Chironestimus debruynei*, *Epimeria loricata* etc.), the North-Atlantic forms, which are absent from the Barents Sea (*Paralibrotus setosus*, *Schisturella pulchra*, *Pardalisca abyssi* etc.) and the deep Polar Basin forms (as *Amathillopsis spinigera*, *Halirages quadridentatus* and others). The reason of such a mixed composition of the fauna is the fact that in this region of the sea, waters of different origin join, which brings about very complex hydrographical conditions.

The distribution of *Crustacea* in the northern part of the Kara Sea is determined by the distribution of depths as well as that of waters of different origin.

There are four regions, or zones, in the northern part of the Kara Sea.

The first region (st. 76, 77, 80, 85, „Yermak“, 1901; st. 1, 2, 3, 7, 8, 9, 11, 12, 14, „Lomonosov“, 1931; st. 25, 26, „Sedov“, 1929 and st. 44, „Sedov“, 1930). Depths, from 300 to 500 m; the bottom is covered with brown mud containing many *Rhizopoda*; salinity, from 34.72 to 35.01‰; bottom temperature, from +1.60° to -1.07° C. In this region there

occur 39 species of *Isopoda* and *Amphipoda* (see list, p. 277). This list contains, besides common circumpolar arctic forms, several true deep Polar Basin species (*Munnopsurus giganteus*, *Eurycope hanseni*, *Gnathia stygia*, *Halirages quadridentatus*, *Amathilopsis spinigera* and *Ischyrocerus brevicornis*) and several forms of the Barents Sea (*Epimeria loricata*, *Gnathia robusta*, *Onisimus normanni*, *Pleustes panoplus*, *Aristias tumidus*, *Halirages elegans*, *Unciola leucopis*, *Galathura brachiata*).

The deep polar forms are found principally at st. 7, 8 and 9, those of the Barents Sea, at st. 1, 2 and 3 and upto the north of Cape Zhelanyaz. Therefore, we may conclude that st. 7, 8 and 9 are under the influence of the Polar Basin, while st. 1, 2 and 3 are under the influence of the Barents Sea. The great depths at the northern end of Novaya Zemlya (more than 500 m) are isolated from the deep trough cutting into the northern part of the Kara Sea from NW.

The 2nd region (st. 86, 82, 79, „Yermak“, 1901; st. 4, 15, 16, 17, 18, 19, 20 and 21, „Lomonosov“, 1931; st. 49, 50, 56, 57, 58, 60, 68, „Sedov“, 1930). Depths, from 150—130 to 300 m; grey and brown mud with many stones; bottom temperature, from 0.60 to  $-1.97^{\circ}$  C; salinity, from 34.58 to  $34.97\text{‰}$  (see list, p. 279). Here we have almost exclusively common arctic and high arctic species, two forms of the Polar Basin, several forms of the Barents Sea and, especially, the North-Atlantic species as well as forms of West Greenland. The latter probably migrated from the North Atlantic along the continental shelf and entered the Kara Sea from the north (see charts 6 and 5).

The 3rd region (st. 47, 48, 51, 59, 61, 62, 64, 65, 66 and 67, „Sedov“, 1930). Depths, from 50 to 120 m; brown mud; salinity, from 33.22 to  $34.72\text{‰}$ ; bottom temperature, from  $-1.48$  to  $-1.82^{\circ}$ . The *Crustacea* fauna of this region consists of 45 species (see list, p. 281). Besides common circumpolar arctic forms, this region contains eastern arctic forms (*Synidothea*, *Mesidothea sibirica*), North-Atlantic species which are absent from the Barents Sea (*Schisturella pulchra*, *Pardalisca abyssi*, *Paralibrotus setosus*, *Acidostoma laticorne*) and some boreal forms which are present in the Barents Sea (*Galathura brachiata*, *Fricthonius brasiliensis*).

The 4th region (st. 45, 46, 52, 53, „Sedov“, 1930). Depths, from 40 to 20 m; mud, sand and stones; salinity, from 32.25 to  $34.27\text{‰}$ ; bottom temperature, from  $-1.52^{\circ}$  to  $-1.60^{\circ}$ . The *Crustacea* fauna of this region consists of 33 species (see list, p. 284). In this zone there occur the Kara Sea endemics, the eastern shallow-water forms and several West Greenland forms (*Ampelisca latipes*, *Pleustes medius*, *Halirages nilssoni*, *Pardalisca abyssi*).

The fauna of the Vilkitzky Strait and the Shokalskij Strait must be considered separately.

The Wilkitzky Strait (st. 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31 and 32, „Russanov“, 1932). Depths, from 100 to 200 m; salinity from 34.91 to

33.54‰, temperature from  $-0.43$  to  $-1.61^{\circ}$ ; stones, sand and mud. There are 39 species in this region (see list, p. 285). Besides common arctic species, there occur here forms of the deep Polar Basin (*Munopsurus giganteus*, *Gnathia stygia*, *Eurycope hanseni*, *Rhachotropis lomonosovi*, *Halirages quadridentatus* and *Amathillopsis spinigera*) and some Barents and North-Atlantic forms (*Galathura*, *Ilyarachna*, *Halirages elegans*).

The Shokalskij Strait (st. 9, 13, 16 and 18, „Russanov“, 1932). Depths, from 100 to 250 m; salinity, from 34.18 to 34.65‰; temperature, from  $-0.41$  to  $-1.69^{\circ}$  C; mud, sand, stones. There are 13 species in this region (see list, p. 282). Almost all these species are North-Atlantic forms; no deep Polar Basin forms occur in this region.

Thus, the following conclusions may be drawn:

1. The bulk of the *Crustacea* fauna of the northern part of the Kara Sea consists of common circumpolar arctic forms and high arctic species that do not enter the SW subarctic part of the Barents Sea. These species are distributed more or less uniformly within the region investigated, and their distribution does not depend on the depths and quality of the ground.

2. At medium depths and in shallow water we meet an original, true arctic fauna; the greater part of its members are the Kara Sea endemics, but they enter into the composition of the bulk of the north Kara Sea fauna as well.

3. These basic forms are followed by the forms of the deep Polar Basin, the forms of the Barents Sea and the North-Atlantic (West Greenland) species.

4. *Eurycope hanseni*, *Gnathia stygia*, *Amathillopsis spinigera*, *Halirages quadridentatus* and *Rhachotropis lomonosovi* may be regarded as biological indicators of the presence of deep Polar Basin water in the region investigated. *Epimeria loricata*, *Halirages elegans*, *Pleustes panoplus*, *Unciola leucopis*, *Calathura brachiata* and *Ilyarachna hirticeps* may be regarded as the biological indicators of the penetration of Barents Sea waters into the north Kara Sea.

*Schisturella pulchra*, *Paralibrotus setosus*, *Neohela monstrosa*, *Tryphosa hörringi*, *Pardalisca abyssi*, *Lilljeborgia fissicornis* are the biological indicators of the presence of Atlantic waters which enter the Kara Sea from the north, but not through the Barents Sea.

5. The deep Polar Basin forms pass into the Kara Sea along the deep troughs which, most probably, are connected with the great depths of the Polar Basin. They appear in the Vilkitzky Strait, rising up to medium depths (up to 150 m).

6. The forms of the Barents Sea enter the northern part of the Kara Sea by two ways: from the west, between  $77^{\circ}$  N. and  $79^{\circ}30'$  N. to  $68^{\circ}$  E., and around the northern end of Novaya Zemlya.

7. The North-Atlantic forms which are absent from the Barents Sea enter the Kara Sea from the north. They are distributed along the continental shelf to the north of Franz-Joseph Land and enter the Kara Sea along the slopes of the deep basins between Wiese Island and Novaya Zemlya and between Wiese Island and Schmidt Island. These forms also pass around the northern coast of Severnaya Zemlya and appear in the Shokal-ky Strait.

8. Chart 2 shows the penetration of the forms of the deep Polar Basin, the Barents Sea and the North Atlantic into the northern part of the Kara Sea (isobates according to Prof. W. I. Wiese; the horizontal hatching show the distribution of deep Polar Basin forms; the cross hatching, the distribution of Barents forms; the dots, the distribution of North-Atlantic species).

9. The exchange of faunae between the Kara Sea, the Polar Basin and the North-Atlantic is carried out through the deep troughs cutting into the northern part of the Kara Sea from NW. The Atlantic current passing around the northern extremity of Novaya Zemlya serves as the route for the fauna exchange between the Barents Sea and the Kara Sea. The exchange between the Kara Sea and the Laptev Sea taken place especially along the Vilkitzky Strait.

10. The North-Atlantic forms which penetrate into the Arctic, pass along the continental shelf directly to the north. With the Irminger current they enter the Davis Strait; with the Atlantic current they pass along West Spitsbergen and around it from the north, they pass along the slope of the continental shelf into Queen Victoria Sea to the north of Franz-Joseph Land and go farther east to the northern extremity of Severnaya Zemlya. From this route of penetration of the Atlantic species into the Arctic several branches diverge to the south. One branch possibly goes around Franz-Joseph Land from the east and passes south-westwards. Two other branches pass along the slopes of the deep troughs. One trough is situated between Novaya Zemlya and Wiese Island, on one side of the submarine ridge, Wiese Island — Lonely Island; the second trough lies between Wiese Island and Schmidt Island, on the other side of the ridge. Finally, one more branch passes along the eastern coast of Severnaya Zemlya and enters the Shokalsky Strait (see chart 4).

Zoological Institute,  
Academy of Sciences of the USSR.  
Leningrad.

---



# ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1936

BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences  
mathématiques et naturelles

Отделение математических  
и естественных наук

М. М. ИВАНОВА-БЕРГ

## НАБЛЮДЕНИЯ НАД ВЕСЕННИМ ХОДОМ И ПЕРЕСТОМ НЕВСКОЙ МИНОГИ

(Представлено академиком А. А. Рихтером)

В результате наблюдений автора над нерестом Невской миноги в 1929—1934 гг. установлено, что он происходит в течение первой половины июня, причем весенний ход миноги начинается в первых числах мая. Осенний ход миноги в Неву происходит с первых чисел августа, причем миноги зимуют в Неве и нерестуют в июне следующего года, в течение зимы, повидимому, ничем не питаюсь.

Между весенними и осенними миногами имеется различие в окраске: первые имеют золотисто-металлический цвет, вторые—матовые.

Продолжая работы по изучению биологии и промысла невской миноги (*Lampetra fluviatilis* L), начатые в 1929 г. (2, 3), я в мае и июне 1932, 1933 и частично в 1934 г. (массового лова весной в этом году не было) по поручению Института озерного и речного рыбного хозяйства вела наблюдения над весенним ходом и нерестом невской миноги в устье Невы, на Петровском и Лоцманском островах. Работы 1932 г. продолжались с 13 мая по 16 июня, когда лов на Петровском острове прекратился (начался он 10 мая), работы 1933 г. шли с 23 мая по 16 июня (лов начался тоже 10 мая), в 1934 г. лов начался 1 мая (стояла необычайно теплая погода) и закончился 15 июня. Лов производился бураками в устье Малой Невки и в самой Малой Невке между Васильевским и Петровским островами. Хотя лов, как сказано, обычно заканчивается к 20—25 июня, но слабый ход миноги продолжался и дальше. Всего на Петровском острове нами исследовано в 1932 г. 5 185 весенних миног (из них измерено 3 353), в 1933 г.—5 247 (из них измерено 3 143) и в 1934 г. 2 052 (из них измерено 558).

Весенний ход. К лову миноги в дельте Невы приступили в 1932 г. 10 мая, но, вероятно, весенний ход начался раньше. Окончился лов в 1932 г. 24 июня; однако по нашей просьбе несколько бураков было поставлено в устье Невы на Лоцманском острове, и 4 июля в них попались два живых самца с текущими молоками, один длиной

271, другой—281 мм. Обычно около середины июня заметный ход миноги прекращается. Среди весенних миног встречаются особи двоякого типа окраски: есть миноги (и самцы и самки) золотисто-металлической окраски, но есть и матового оттенка; блестящих рыбаки называют ходовыми, т. е. только что пришедшими с моря, а матовых—перезимовавшими в реке. Матовые значительно преобладают над блестящими: среди исследованных 3—10 VI 1932 г. 962 самцов было только 180 блестящих. Как указал Л. С. Берг (1934), возможно, что среди миног, как и среди лососей, есть две биологические расы: яровая или „весенняя“, входящая в реку весной и мечущая икру в начале лета того же года, и озимая или „осенняя“, поднимающаяся в реку из моря во второй половине лета и осенью и мечущая икру на следующий год в июне.

В конце весны в реке между ходовыми (весенними) и осенними миногами по длине, в среднем, нет различий.

Размеры. Из приложенной в конце статьи таблицы, где приведены ежедневные средние размеры самцов и самок всех измеренных 7 054 миног, видно, что в начале весеннего хода, с 13 по 20 мая 1932 г., как и во время осеннего хода самцы в среднем короче самок.

Дата	Размеры самцов и самок во время осеннего и весеннего ходов				
	Год	Самцы, мм	Число экз.	Самки, мм	Число экз.
XI	1931	312	134	324	134
13—20/V	1932	296	100	309	63
29/V	1933	285	109	291	76

Как видим, средние размеры весенних самцов и самок на 15—16 мм меньше, чем осенних. Но дальше с приближением нерестового периода положение вещей изменяется в обратную сторону: самцы становятся в среднем длиннее самок:

Дата	Год	Самцы, мм	Число экз.	Самки, мм	Число экз.
22/V—16/VI	1932	$277.7 \pm 0.5$	1 907	$273.7 \pm 0.5$	1 283
23/V—16/VI	1933	$279.2 \pm 0.5$	1 739	$277.2 \pm 0.6$	1 404
1/VI	1934	$279.7 \pm 1.4$	206	$265.6 \pm 1.07$	352

Из приложенной таблицы видно, что, начиная с 22 мая, в ежедневных уловах самцы оказываются, в среднем, длиннее самок, кроме 31 мая, когда они равной длины. За время с 22 мая 1932 г. наиболь-

ший самец (из числа 1907) имел в длину 358 мм, а наибольшая самка (из 1283) имела длину 337 мм. 1 июня 1934 наибольший самец (из числа 206) имел в длину 348 мм, а наибольшая самка (из 352) имела длину 330 мм, т. е. самки короче самцов.

На материале 1934 г. удалось подтвердить также постепенное укорочение самок ко времени нереста:

Не нерестовавшие самки, ср. длина в мм	Число экз.	Текущие самки, ср. длина в мм	Число экз.	О нерест. самки, ср. длина в мм	Число экз.
1/VI 1934 277.4	24	268.4	196	259.3	132

Если мы сравним среднюю длину ноябрьских миног 1931 г. с средней длиной июньских 1932 г., то получим следующие любопытные данные:

Дата	Самцы, ср. длина в мм	Число экз.	Самки, ср. длина в мм	Число экз.
19/XI 1931	309	77	325	73
16/VI 1932	265	76	262	78
Разница . . .	44		63	

Таким образом, июньские самцы на 14% короче ноябрьских, самки же — на 19%. Наибольшей длины в 1931 г. миноги достигали в октябре. Такая же табличка для октября показывает:

Дата	Самцы, ср. длина в мм	Число экз.	Самки, ср. длина в мм	Число экз.
24/X 1931	324	54	344	69
16/VI 1932	265	76	262	78
Разница . . .	59		82	

Таким образом июньские самцы на 18% короче октябрьских, а самки на 24%, т. е. короче почти на четверть.

Соотношение полов. Как мы говорили, нерест в 1932 г. начался 2 июня. К этому времени количество самцов составляло 80—90% от общего числа особей. В разгар нереста, 7—8 июня, число самцов и самок уравнилось, затем стали преобладать самки, и, наконец,

Средние размеры самцов и самок невской миноги

Дата 1932 г.	Число	Самцы от—до мм	Ср. длина самцов, мм	Число самок	Самки от—до мм	Самки			Ср. длина самки, мм	Всего
						не мставшие	текущие	отнересто- вавшие		
						Все				
13/V	72	252—350	293.7	39	253—355				304.3	111
17/V	12	292—333	311.8	19	295—365				319.3	31
20/V	16	273—314	295.2	5	281—321				363.4	21
22/V	14	187—313	288.5	29	204—323				287.6	43
25/V	29	226—315	278.6	19	198—337				266.8	48
29/V	14	261—323	286.9	8	258—302				281.6	22
31/V	225	173—313	279.8	24	208—308				280.2	249
2/V	149	214—329	279.3	18	237—298	13		5	268.6	167
3/V	322	207—358	278.6	50	221—305	20	28	2	272.0	372
4/V	388	199—335	278.1	55	235—305	8	47	7	274.5	443
7/V	226	220—326	277.4	220	229—319	39	174	13	275.3	446
8/V	237	167—331	279.6	287	201—337	41	222	12	277.1	524
10/V	57	198—320	271.7	165	202—318	32	121	42	271.4	222
11/V	123	219—351	277.1	245	202—335	46	157	28	273.5	368
13/V	47	229—329	275.2	85	225—310	15	42	46	268.8	132
15/V	54	225—315	272.1	71	190—308	—	25	—	263.6	125
16/V	22	196—283	247.0	7	228—243	—	1	6	248.1	29
1933 г.		Колич. самц., не нерест.	Длина самцов не нерест., мм	Ср. дл на самцов не нерест., мм	Колич. самцов тек.	Длина самцов тек. куч. от—до мм	Ср. длина самцов тек., мм			
29/V		109	230—345	285.2	69	247—327	287.4			
31/V		136	211—331	283.6	90	228—328	286.0			
3/V		273	224—317	271.8	142	223—315	275.7			
11/V		54	218—310	269.8	63	182—322	262.5			
1933 г.		Количество самок не нерестов.	Ср. длина самок не нерестов., мм	Колич. самок текуч.	Длина самок текуч. мм	Ср. длина самок текуч.	Колич. самок отнер.	Длина самок отнер. мм	Ср. длина самок отнер.	
29/V		76	223—327	291.1	5	273—324	288.4			
31/V		34	182—320	274.5	8	261—302	285.1			
3/V		58	202—326	280.7	156	218—332	282.5			
11/V		68	208—322	271.7	194	172—325	268.3	35	233—258	263.1
1934 I/V		24	250—315	277.4	196	225—330	268.4	132	218—302	259.3



с 14 июня число самцов и самок сделалось одинаковым, но к этому времени массовый нерест уже закончился. Такая же картина наблюдалась и в 1933 г.

Нерест в 1932 г. начался 2 июня; 31 мая еще не было ни одной самки с текущей икрой. 1 июня наблюдений не производилось. 2 июня из 40 исследованных самок 10 оказались отнерестовавшими, 12—с текущей икрой, прочие—с невыметанной. Из 436 самцов, исследованных того же числа, отнерестовали 37, с текущими молоками—148. Разгар нереста был 7—13 июня. 14 июня попалась только одна невыметавшая самка, из 70 самцов 54 отнерестовали, а у 16 были текущие молоки. Как известно, миноги после нереста сплошь погибают. С 14 июня нам стали попадаться в уловах мертвые миноги: из 21 отнерестовавшей самки только 2 были живы, из 54 отнерестовавших самцов только 3 живых.

Время нереста в 1932 г. нужно признать нормальным. Хотя в середине июня 1932 г. нерест закончился, но отдельные не отнерестовавшие самцы попадались в дельте Невы до 4 июля (а может быть и позже),

Осенний ход миноги в Неву начинается с первых чисел августа. Однако, отдельные „осенние“ миноги, как мы уже указывали в предыдущей работе (3), начинают попадаться много раньше (в 1931 г. с 8 июня). В июне 1932 г. были добыты три миноги, 13 и 15 июня—самцы (319 и 197 мм), 14 июня самка, длиной 277 мм, в 1933 г. 3 июня—самец 222 мм, все с острыми зубами, раздвинутыми плавниками, толстым кишечником и слабо развитыми половыми продуктами. Очевидно, все эти озимые миноги должны были метать икру в июне следующего года, проведя в реке целый год и ничем в это время, подобно озимому лососю, не питаясь. Факт в биологическом отношении в высокой степени замечательный. Таким образом, ход озимой миноги начинается в первых числах июня и продолжается вплоть до замерзания реки (конец ноября); ход в Неву, хотя и весьма ослабленный, продолжался всю зиму.

Институт озерного и речного рыбного хозяйства.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Берг Л. С., Яровые и озимые расы у проходных рыб. Изв. Акад. Наук, 1934.
2. Иванова-Берг М. М., Невская минога и ее промысел, Изв. Отд. прикл. ихтиолог., IX, вып. 3, 1929.
3. Иванова-Берг М. М., Дальнейшие наблюдения над промыслом и биологией Невской миноги, Изв. Сев. инст. рыбн. хоз. XIV, 1932.

# M. M. IVANOVA-BERG. SPRING MIGRATION AND SPAWNING OF THE NEVA LAMPREY

## SUMMARY

The author's observations of the spawning of the Neva lamprey during the years 1929—1934 have established that spawning occurs in the first half of June, the spring migration of the lamprey beginning the first days of May.

Among spring lampreys specimens of two types of coloration occur: there are specimens (both male and female) of a golden metallic hue, and others of a dull tint. The bright ones are called „runners“ by the fishermen, *i. e.* fresh-comers from the sea, while the dull ones are called the „over winter“ fish. The number of the latter considerably exceeds that of the former; so of the 962 males examined on June 3—10, 1932, only 180 were bright specimens. It is possible, as L. S. Berg has stated (1934), that there exist among lampreys, same as among the *Salmonidae*, two biological races, the „spring“ one, entering the river in spring and spawning at the beginning of summer of the same year, and the „autumn“ race, running up the river from the sea in the second half of summer and in autumn and spawning in June of the following year.

Table 6 shows that beginning with May 22 the average length of the males in the daily catches exceeded that of the females, with the exception of May 31, when they were equal. Since May 22, 1932, the longest male (out of 1907) was 358 mm, while the longest female (out of 1283) was 337 mm. On June 1, 1934, the longest male (out of 206) was 348 mm, while the longest female (out of 352) was 330 mm, *i. e.* the females are shorter than the males. The data of 1934 confirmed the gradual shortening of the females with the approach of the spawning period.

In 1932 spawning began on June 2. The climax of the spawning period was from June 7 to June 13. Only one female that had not spawned was caught on June 14, while out of 70 males 54 had spawned and in 16 the sperm was flowing. As is well known, all the lampreys perish after spawning. Dead lampreys began to appear in catches beginning with June 14, of 21 spawned females, only 2 were alive, while of 54 spawned males, only 3 were alive.

The autumn migration of lampreys up the Neva begins in the first days of August, the lampreys wintering in the Neva and spawning the next year in June after spending a whole year in the river without any food, similarly to wintering *Salmonidae*. A most remarkable biological phenomenon! Thus, the migration of the winter lamprey begins in the first days of June and continues up to the freezing of the river (end of November).

# ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1936

BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences  
mathématiques et naturelles

Отделение математических  
и естественных наук

М. М. СОЛОВЬЕВ

## К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ГАФФСКОЙ БОЛЕЗНИ

Автор настоящей статьи произвел микроморфологические исследования илов Юковского озера, в районе которого наблюдаются случаи заболеваний болезнью, напоминающей симптомы Гаффской болезни.

Обращают на себя внимание живущие на тростниках виды *Claviceps microcephala* и на камышах *Cl. nigricans*, которые, по предположению автора, ядовиты так же, как и *Cl. purpurea*. Они, возможно, поглощаются рыбами и, если подтвердится их токсичность и наличие их в указанных водоемах, могут служить источниками заболеваний Гаффской и Юковской болезнями.

В „Klinische Wochenschrift“ (от 7 сентября 1935, 14 Jahrg. № 36, № 7) Ferdinand Fleury (Вюрцбург) поместил статью, касающуюся так называемой Гаффской болезни. Эта болезнь наблюдается на людях и кошках, обитающих на берегах Фришгаффа. Близкие к Гаффской болезни явления наблюдались и в Союзе, как указывает Fleury, у Юковского озера.

Заболевания эти носят между прочим некоторые черты, проявляющиеся при отравлении спорыньей (*Claviceps purpurea*). Гаффская болезнь не инфекционна и носит определенно локальный характер. Наблюдается в болотистых и заливаемых водою местностях, обнаруживаясь по преимуществу летом.

Рассмотрев многочисленные и разнообразные исследования, посвященные этой болезни, Fleury приходит к заключению, что причину болезни надо искать скорее всего „в составных частях ила, которые, может быть, частью непосредственно, частью же исключительно только при посредстве рыб переносятся на человека“. При этом способствует таким заболеваниям, по его предположению, приобретаемая местными жителями „повышенная чувствительность“ к веществам ила („Eine Überempfindlichkeit gegen Schlammstoffe“).

Автору настоящей статьи пришлось по поручению Института рыбного хозяйства изучить с микроморфологической точки зрения ряд иловых проб из различных частей Юковского озера. В грунтах им были обнаружены признаки, представляющие собой отклонения от нормального типа илов, свойственных данному виду водоема. Харак-

теристику этих данных отложений с приведением особенностей их автор дал в своих работах указанному Институту. Не вдаваясь сейчас в описание этих отложений и в частности обнаруженных исключительных особенностей их, автор считает необходимым сообщить только нижеследующее.

Изучение компонентов вышеупомянутых илов заставило его обратить особое внимание на одного из трех видов *Claviceps*, а именно *Claviceps microcephala* Tul. Вид этот живет по преимуществу на *Phragmites communis*, тростнике, широко распространенном в Юковском озере, вероятно, встречающемся и во Фришгаффе. По данным Stäger, (Botanische Zeitung, 1903) *Claviceps microcephala* переносится с *Phragmites communis* только на три вида, а именно: *Nardus stricta*, *Molinia coerulea* и *Aira caespitosa*. Типичные для *Claviceps purpurea* растения-хозяева спорами *Claviceps microcephala* не инфицируются.

Третий вид *Claviceps*, *Cl. nigricans* Tul. живет на трех видах *Scirpus*. Камыш же чрезвычайно обилен в Юковском озере. Stäger склонен считать эти три весьма близких друг к другу вида только расами одного вида, и, надо полагать поэтому, что и химический состав их если не однороден, то очень близок друг к другу.

Раз *Claviceps purpurea* ядовит, следует допустить, что и два других вида *Claviceps* отличаются ядовитыми свойствами. К сожалению, дальше предположений в этом направлении идти еще нельзя, так как в отличие от *Claviceps purpurea* *Claviceps microcephala* и *nigricans*, насколько нам известно, не изучены на токсичность.

В случае, однако, если: 1) *Claviceps microcephala* и *Cl. nigricans* окажутся обладающими теми же или весьма схожими химическими свойствами, что и *Cl. purpurea*, и 2) действительно обнаружатся в значительных количествах на своих растениях-хозяевах в Фришгаффе или на Юковском озере, то возможно допустить, что эти два ила и, повидимому, главным образом *Claviceps microcephala*, являются серьезными факторами, обуславливающими заболевания Гаффской болезнью. Ядовитые склероции их могут вместе с остатками тростника и камыша или отдельно от них попадать в воду и служить пищей рыбам. Не надо забывать, что склероции *Claviceps purpurea* содержат значительнейшие количества белковых и жировых веществ (последних до 40%). Можно предположить поэтому, что склероции *Claviceps microcephala* или *Cl. nigricans*, попадая в воду, усердно поглощаются рыбами.

Часть склероций может оседать на дно. Войдя в состав ила, они, повидимому, вызывают в нем особенности, которые были подмечены автором при микроморфологическом анализе Юковских илов. Наконец, часть склероций и возможно наибольшая может попадать на сырые берега водоема. В местностях, подвергающихся затоплению, а таковыми как-раз являются части берегов Фришгаффа и Юковского озера с его



плотиной, эти склерозии могут в больших количествах смываться в воду и таким образом в исключительном необычном изобилии собираться в водоеме, поступая в дальнейшем или непосредственно в пищу рыбам или опускаясь на дно в илы водоема.

Вышеуказанные соображения приводят к мысли о неотложной необходимости тщательных и длительных стационарных наблюдений на Юковском озере, в частности для выяснения вопроса, не является ли *Claviceps microcephala*, а может быть, и *Cl. nigricans* источником заболеваний Гаффской и Юковской болезнями.

#### M. M. SOLOVIEV. ON THE PROBLEM OF THE CAUSES OF THE HAFF DISEASE

##### SUMMARY

At the request of the Institute of Fisheries the author of this paper has examined a series of mud samples from different parts of lake Juksovskoye from a micromorphological standpoint.

He observed these muds to differ from those of the normal type peculiar to this kind of lake.

In his examination of the constituents of these muds, he paid special attention to one of the three species of *Claviceps*, Vviz. *Claviceps microceph.* Tul. This species lives mainly on *Phragmites communis*, a reed of very common occurrence in lake Juksovskoye. The plant hosts typical for *Claviceps purpurea* are not infected by spores of *Claviceps microcephala*. The third species of *Claviceps*, *Cl. nigricans* Tul., lives on three species of *Scirpus*. The latter are very abundant in lake Juksovskoye. Stäger is inclined to regard these very closely related species as mere races of one species.

Therefore, it is to be believed that their chemical composition is very similar if not identical. It is to be assumed that, similarly to *Claviceps purpurea*, the two other species are also toxic.

Unfortunately, it is not possible to go beyond mere conjectures, for, to our knowledge, neither *Cl. microcephala* nor *Cl. nigricans* have been studied in respect of toxicity.

Toxic sclerotia of the mud may together with the remains of reeds and rushes or separately from them, contaminate the water and become the food of fishes. It should be remembered that the sclerotia of *Claviceps purpurea* contains considerable quantities of protein and fatty substances (up to 40% of the latter).

It may therefore be supposed that the sclerotia of *Claviceps microceph.* or *Cl. nigricans* contained in the water are greedily devoured by fishes.

Lastly, part of the sclerotia, and perhaps the greater part, may collect itself on the moist shores of the lake.

In localities liable to floods, and part of the shores of Frisches Haff and lake Juksovskoye with its dam are just such localities, the sclerotia may get washed down into the water in large quantities and become exceedingly abundant there, being either immediately devoured by fishes or sink down on to the mud at the bottom.

The above considerations point to the necessity of prolonged and thorough stationary studies of lake Juksovskoye for the purpose of ascertaining whether *Claviceps microcephala* or perhaps *Cl. nigricans* might not be the causative agents of the Haff and Juksovskoye diseases.

---

Л. А. ЗИЛЬБЕР

# ФИЛЬТРУЮЩИЕСЯ ВИРУСЫ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

(Представлено академиком Г. А. Надеином)

Работа является вводным докладом на конференции по изучению фильтрующихся вирусов, созванной Академией Наук СССР в декабре 1935 г.

Ущерб, наносимый фильтрующимися вирусами различным областям здравоохранения и народного хозяйства, громаден. Необходимо рационально организовать борьбу с вирусными заболеваниями.

Автор дает обзор работ по фильтрующимся вирусам за последние годы, главным образом, по изучению этиологии вирусных инфекций и природе фильтрующихся вирусов.

Отмечаются крупные успехи в области изучения этиологии некоторых злокачественных опухолей и инфекций с неизвестной этиологией. Приводятся методы инактивации вирусов с сохранением их иммуногенных свойств.

Группа фильтрующихся вирусов разделяется на две очень больших подгруппы термолабильных и термостабильных вирусов. К термолабильным, разрушающимся при  $t 55^{\circ}$ , относятся почти все вирусы животных и человека. К термостабильным — бактериофаги и фильтрующиеся вирусы растений.

Довольно распространенным является мнение, что фильтрующиеся вирусы редко поражают человека. Это, однако, неверно. Если подсчитать заболеваемость во Франции, Италии, Америке и нашем Союзе, взяв официальные цифры Лиги Наций, то мы получим, что за пятилетие (с 1929 по 1934 г.) заболели основными вирусными инфекциями (гриппом, корью, полиомиелитом и оспой) 25 142 650 человек, в то время, как основными бактериальными инфекциями (брюшным тифом, дизентерией, дифтерией, коклюшем) заболели 4 072 446 человек. Если даже откинуть грипп, и то мы будем иметь превалирование вирусных заболеваний над заболеваниями бактериальными.

Еще в большей степени вирусные заболевания превалируют в инфекционной заболеваемости животных. В большинстве случаев ветери-

<sup>1</sup> Из доклада на Всесоюзном совещании по изучению фильтрующихся вирусов 17 декабря 1935 г.

нарные инфекции вызываются фильтрующимися вирусами. Достаточно назвать энцефаломиелит и инфекционную анемию лошадей, ящур рогатого скота, чуму свиней, оспу овец, чтобы видеть, что именно вирусная заболеваемость наносит основной ущерб нашему животноводству.

Но не только животноводству наносят ущерб фильтрующиеся вирусы. Они лимитируют наши звероводческие хозяйства, вызывая энцефалит лис и ряд других заболеваний пушных зверей. Они ограничивают возможность прудового хозяйства, вызывая оспу зеркального карпа. Они ограничивают возможность шелководства и пчеловодства, вызывая целый ряд заболеваний пчел и шелковичных червей.

Громадное количество растений поражается фильтрующимися вирусами. И зерновые злаки, и овощи, и технические культуры, и плодовые деревья — все они страдают от вирусных заболеваний, уносящих иногда свыше 50% урожая.

Необходимо еще прибавить, что мы не знаем в большинстве случаев действительных мер борьбы с вирусными заболеваниями как человека, так и животных. Пандемии гриппа 1918 г., распространению которой не могли помешать самые строгие карантинные, недавние эпидемии энцефалита в Токио и в Сан-Луи, при которых органы здравоохранения оказались совершенно бессильными помешать развитию заболеваний, являются отнюдь не единичными примерами нашего бессилия в борьбе с вирусными инфекциями.

Громадное народнохозяйственное значение вирусных инфекций осознано в течение последнего десятилетия в ряде стран. Америка и Англия возглавляют в настоящее время изучение фильтрующихся вирусов, но оно широко распространяется и во всех других странах. Япония сделала в этом отношении за последние годы очень большие успехи.

Бурное развитие учения о фильтрующихся вирусах, все возрастающее в своей интенсивности, принесло нам за последние два-три года целый ряд открытий, заставляющих по-новому ставить некоторые, казалось бы, разрешенные вопросы и дающих нам новые методы изучения вирусных инфекций.

Необходимо прежде всего отметить крупные успехи в области изучения инфекций с неизвестной этиологией. Этиология гриппа, которая в продолжение почти полувека представлялась чрезвычайно спорной, в настоящее время может считаться близкой к полному выяснению. Работы английских ученых — Смита, Эндрюса, Лейдлоу, Данкина — показали, что к гриппу восприимчивы африканские хорьки. При заражении их фильтратами смыва из глотки лиц, больных гриппом, они дают картину поражения дыхательного тракта и слизистых, чрезвычайно напоминающую имеющуюся при гриппе у людей. Забо-



левание может быть легко перенесено от хорька к хорьку как спонтанно, так и искусственным заражением назальным секретом. Вирус, вызывающий это заболевание, не был обнаружен у здоровых лиц и у страдавших простым насморком. Эндрюс успешно заразил этим вирусом белых мышей. Последующие исследования этих авторов, подтвержденные Фрэнсисом и Магиллом, показали, что вирус гриппа создает иммунитет к повторному заражению, что он нейтрализуется сывороткой людей, переболевших гриппом, и что иммунизацией лошади этим вирусом может быть получена высоко активная сыворотка, нейтрализующая вирус гриппа.

Эти исследования получили свое подтверждение и в работах Шопа по этиологии свиной инфлуэнцы. При этой инфекции, как и при человеческом гриппе, возбудителем считался гемаглобинофильный микроб. Исследования Шопа с несомненностью доказали всеми необходимыми опытами вирусную природу этого заболевания. Особо интересным явилось то обстоятельство, что вирус сам по себе без гемаглобинофильной палочки вызывает очень легкое заболевание свиней или не дает его вовсе. Сама по себе гемаглобинофильная палочка точно так же не способна вызвать заболевание, но вирус вместе с этой палочкой дает у свиней тяжелое эпидемическое заболевание, совершенно тождественное спонтанной инфекции. Эти отношения вируса к микробу в этиологии и патогенезе вирусных заболеваний отнюдь не единичны, мы встретимся с ними еще и при других вирусных инфекциях. Работы Шопа подтверждены Кобэ и у нас Агаповым.

Наряду с выяснением этиологии гриппа людей и поросят Вальдманом, Кобэ и Поппе в 1934 г. была выяснена этиология эпидемического бронхита лошадей, тяжелого, очень заразного заболевания со смертностью почти в 100%. И здесь возбудителем оказался фильтрующийся вирус, к которому восприимчивы свиньи и в известном проценте случаев рогатый скот. Заболевание, вызываемое этим вирусом, часто осложняется вторичными инфекциями.

Все эти вирусы характеризуются тропизмом к дыхательным органам. Повидимому, существуют особые пневмотропные вирусы, которые до сих пор были неизвестны.

Необходимо отметить также окончательное разрешение вопроса об этиологии эпидемического паротита. Джонсон и Гудпэчур выделили из слюны больных детей вирус эпидемического паротита. Они пасировали его в 16 генерациях на обезьянах в течение 16 месяцев, воспроизведя у них типичную для заболевания человека картину. 11-м пассажем ими были заражены 13 восприимчивых и 4 перенесших свинку человека; из иммунных не заболел ни один, из восприимчивых заболело 6 с типическими клиническими симптомами и 3—со стертыми. Заболевания свинкой отсутствовали в местности, где ставились опыты, и результаты их нужно признать вполне убедительными.

Решительные сдвиги произошли в изучении этиологии такого тяжелого заболевания детского возраста, каким является скарлатина. Японские исследователи Имамуре, Оно, Эндо и Ковамура применили для изучения этиологии скарлатины новый метод, несколько ранее их описанный Кавакубо. Они вводили кровь скарлатинозных больных в тестикулы кролика. Через несколько дней тестикулы экстирпировались, и полученная из них эмульсия вводилась в тестикулы следующего кролика; такие пассажи делались до 14 раз. Начиная с третьего-пятого (иногда более поздних) пассажа авторы наблюдали у животных орхит, который мог пассироваться с одного животного на другое. Полученный таким образом вирус, который авторы называют вирусом *S*, по их мнению, является этиологическим фактором скарлатины. В настоящее время ими выделено уже 24 штамма этого вируса от 49 больных, причем в тяжелых случаях скарлатины вирус выделяется в 100%. Вирус может быть выделен также из зева и мочи больных. Он частично нейтрализуется сывороткой скарлатинозных реконвалесцентов и ни разу не был найден авторами у здоровых людей или больных другими заболеваниями. Интересно отметить, что этот вирус давал кератиты на роговице кроликов с образованием включений типа Гварнери и накоплением элементарных телец. Авторы уже получили культуру этого вируса на хориоаллантоисе куриного зародыша и роговице глаза кроличьего эмбриона.

Аналогичные исследования, поставленные другими японскими авторами Танигуши, Хосокава, Куга и Терада с вирусом кори, дали еще более демонстративные результаты. Оказалось, что путем пассажа крови коревых больных через тестикулы кроликов может быть выделен вирус, дающий орхиты, причем тождество этого вируса с коревым было доказано фактом заражения людей этим вирусом и получением у них бесспорной картины кори. И этот вирус нейтрализовался сывороткой реконвалесцентов и давал на роговице образование элементарных телец. Авторы предполагают использовать тестикулярный вирус кори для активной иммунизации против этого заболевания.

Все эти исследования еще нуждаются в подтверждении, но они важны не только в том отношении, что выясняют темные вопросы этиологии скарлатины и кори; они важны еще и потому, что дают нам новый метод выделения вирусов, которые до сих пор не были в поле внимания исследователей. Они вместе с тем настойчиво выдвигают вопрос о дальнейшем и всестороннем изучении вирусной природы возбудителя скарлатины. Не исключена возможность, что отношения вируса и стрептококка при скарлатине будут аналогичны описанным при гриппе поросят между вирусом гриппа и палочкой инфлуэнцы.

Необходимо далее остановиться на успехах в области изучения этиологии некоторых злокачественных опухолей. Прекрасно понимаю необходимость чрезвычайной сдержанности и осторожности в этом

сложном и важном вопросе, невозможно все же обойти молчанием тех исследований самого последнего времени, которые вносят принципиально новые точки зрения в эту очень сложную проблему. Роус еще в 1910 г. показал, что некоторые опухоли птиц могут быть переносимы фильтрами, что было подтверждено затем целым рядом других авторов. Однако все попытки обнаружить возможность переноса фильтрами опухолей млекопитающих были неудачны. Это обстоятельство давало повод думать, что опухоли птиц — явление особого порядка и не имеют ничего общего с опухолями млекопитающих. Однако последние американские работы говорят совсем о другом. Шоп, изучавший доброкачественную папиллому диких кроликов доказал, что опухоль может быть переносима фильтрами с одного животного на другое. Она могла быть привита домашним кроликам, но при этом терялась ее способность переноситься с животного на животное фильтрами. Прививка этой опухоли во внутренние органы животных выяснила еще одну очень интересную особенность. Доброкачественная при прививке в кожу эта опухоль стала злокачественной при прививке в органы. И здесь так же, как и в опытах с подкожной прививкой, опухоль, развивающаяся в диких кроликах, переносилась фильтрами, а опухоль, развивающаяся в домашних кроликах фильтрами, не переносилась независимо от степени своей злокачественности.

Эти опыты, подтвержденные уже Бердом, устанавливают два принципиально важных обстоятельства: 1) что одна и та же опухоль может обладать способностью прививаться фильтрами и может быть лишена этой способности вне зависимости от причинного своего фактора, а в зависимости от организма, на котором она растет, и 2) что один и тот же причинный фактор может вызвать как доброкачественную, так и злокачественную опухоль в зависимости от ткани, в которой она развивается.

Таким образом, можно думать, что фактор, вызывающий по меньшей мере некоторые опухоли млекопитающих, является не самой клеткой опухоли, а экзогенным автономным от нее агентом, в иных случаях, однако, так тесно с нею связанным, что он не может быть от нее отделен.

Пройти мимо этих факторов не представляется возможным. Им не противоречит то обстоятельство, что рядом исследователей обнаружены так называемые карциногенные вещества, введение которых в организм вызывает образование опухолей. Не противоречит потому, что они могут быть не причинными факторами опухолей, а лишь агентами, введение которых в организм активирует имеющийся в организме опухолевый вирус или изменяет организм таким образом, что этот вирус получает способность развития.

Возможно, что здесь мы имеем отношения, аналогичные тем, кото-



рые уже хорошо изучены при герпесе у людей. Как известно, при целом ряде лихорадочных заболеваний на границе кожи и слизистых появляются пузырьки (обычно вокруг губ), которые содержат вирус герпеса, дающий энцефалит при введении его в мозг кроликов. Опыты многих авторов (Хручек, Цурюкцоглу) показали, что при введении в кожу лицам, перенесшим герпес, различных неспецифических раздражителей, у них на месте раздражения появляются пузырьки, содержащие вирус герпеса. Это обстоятельство нельзя трактовать иначе, как нахождением вируса герпеса в организме и активированием его путем примененного раздражения. Не исключена возможность, что аналогичные отношения мы имеем при опухолях, где раздражение тканей каким-либо резким раздражителем, например дегтем, или нарушение обмена тканей при введении карциногенного вещества создает возможности для размножения соответствующего опухолевидного вируса.

Но если это и не так, то во всяком случае нельзя не согласиться с тем, что эти новые исследования заставляют включить в круг вирусных проблем и изучение генезиса злокачественных опухолей.

Я не имею возможности останавливаться на вирусных заболеваниях гемопозитической системы. Пернициозная анемия лошадей, лимфогрануломатоз, лейкемия кур и особенно 4-я венерическая болезнь — *Lymphogranuloma inquinale* — глубоко и всесторонне изучаются в зарубежных институтах и должны привлечь внимание и наших исследователей. В неменьшей степени это относится и к заболеваниям центральной нервной системы, в частности к различным видам энцефалита, и полиомиелиту. Грозные примеры недавних вспышек эпидемий этих инфекций в Японии и Америке заставляют нас настаивать на их широком изучении.

Наряду с успехами изучения этиологии целого ряда вирусных заболеваний нужно отметить и несомненные успехи в области разработки мер специфической их профилактики. Основная трудность этой проблемы заключалась в том, что вирусы в убитом состоянии являются очень плохими антигенами и не дают эффективного иммунитета. Исследования последнего времени открыли методы, при помощи которых возможна инаktivация вируса с сохранением его иммуногенных свойств. Этот способ заключается в инаktivации вируса фотодинамическим действием красок в условиях освещения лучами с длинной волной. Успешные исследования, проведенные в этом отношении Пердро и Тодда с вирусом чумы собак и Галловей с вирусом бешенства, были распространены в Мечниковском институте в Москве на целый ряд других вирусов. Эти исследования будут сообщены здесь д-ром Шебалдаевой. Я укажу только, что можно считать перспективным этот метод в отношении таких инфекций центральной нервной системы, как летаргический энцефалит, бешенство и энце-



фаломииелит лошадей. Разумеется, отнюдь нельзя думать, что этот метод будет универсальным. Но широкое его изучение и разработка точной методики приготовления соответствующих вакцин являются сейчас очередной, стоящей перед нами задачей.

Другие пути в этом отношении будут освещены в докладе проф. Гамалея, и я не буду на них останавливаться.

Таким образом, мы можем констатировать большие успехи в области изучения этиологии и специфической профилактики вирусных заболеваний. К сожалению, эти успехи не сопровождаются какими-либо существенными успехами терапии и специфической диагностики вирусных инфекций. В области сывороточной терапии мы не имеем каких-либо новых фактов, которые заставили бы нас ожидать от сывороточной терапии серьезных успехов. Сыворотки при вирусных заболеваниях помогают мало. Внутриклеточное расположение вирусов крайне ограничивает возможности серотерапии. Однако, отсюда вовсе не следует, что не нужно стремиться к получению высоко активных противовирусных сывороток. Они найдут себе применение в области серопротекции, каковая при многих вирусных инфекциях является высоко эффективной. Они найдут себе применение и при симультанных прививках, когда прививается смесь вируса с сывороткой. Чем активнее сыворотка, тем больше можно взять вируса для прививки и вызвать тем самым более высокий иммунитет.

Химиотерапия вирусных заболеваний по существу еще не начата изучением. Вряд ли я ошибусь, если скажу, что будущее именно за ней. Особенно сейчас, когда химиотерапию можно поздравить с таким крупным успехом, как открытие активного в отношении бактериальной инфекции препарата — прontosила (стрептоцида), — нужно настойчиво заняться изучением химиотерапевтических возможностей в отношении вирусных инфекций.

Что касается специфической диагностики вирусных заболеваний, то нужно сознаться, что и в этой области дело обстоит далеко не блестяще. Вместе с тем нужно подчеркнуть, что как-раз эта область является чрезвычайно важной для борьбы с вирусными болезнями. Ведь именно отсутствие специфической диагностики не дает возможности правильно организовать борьбу, например, со скарлатиной, с полиомиелитом и другими инфекциями, при которых эпидемия распространяется, главным образом, за счет нераспознанных случаев. Некоторые исследования в этом отношении все же заслуживают упоминания. Отдельные работы говорят о возможности применения при некоторых вирусных заболеваниях реакции флоккуляции. Работы Фукса указывают на возможность применения биохимических методов для диагностики опухолевых и вирусных заболеваний. Наконец, при некоторых инфекциях (желтая лихорадка, чума свиней) разрабатываются методы преципитации. Они будут освещены в док-

ладе В. Г. Айропетьяна, и я не буду на них останавливаться. Поскольку факт наличия антител при вирусных заболеваниях является бесспорным, причем эти антитела при многих из них накапливаются очень быстро и держатся чрезвычайно долго (например при кори), постольку вряд ли можно сомневаться в конечной эффективности исследований в этом направлении. Но трудность их заключается в том, что в обычных условиях мы никогда не имеем вируса в чистом виде и, повидимому, эта проблема связана с проблемой очистки фильтрующихся вирусов, также заслуживающей всестороннего изучения.

Что касается эпидемиологии и эпизоотологии заболеваний, вызываемых фильтрующимися вирусами, то при очень многих инфекциях они почти не изучены. Энцефалиты, полиомиелит, пернициозная анемия и энцефаломиелит лошадей и многие другие вирусные инфекции представляют в этом отношении собрание многочисленных загадок. Пути их распространения нельзя считать установленными, хотя возможно, что насекомые играют здесь роль. Этот последний вопрос будет освещен в докладе проф. Павловского. Я же укажу только, что изучение эпидемиологии и эпизоотологии имеет не только ясное для всех практическое значение, но и большое значение в теоретическом отношении. Я напомню вам, что Генлэ еще до Пастера на основании анализа эпидемиологических закономерностей распространения некоторых инфекций высказал вполне правильные суждения о природе их возбудителей. К сожалению, у нас почти нет врачей, интересующихся специально вирусной эпидемиологией.

Изучение фильтрующихся вирусов заставляет причислять к этой области все новые и новые инфекционные агенты. Количество фильтрующихся вирусов растет с каждым годом. Вместе с тем некоторые агенты, ранее причисляемые к фильтрующимся вирусам, оказались просто фильтрующимися формами микробов. Это произошло, например, с вирусом перипневмонии рогатого скота, который согласно последним исследованиям представляет собой своеобразный грибок, проходящий через фильтр.

Вопрос о природе фильтрующихся вирусов продолжает привлекать к себе внимание исследователей. Что представляют собой фильтрующиеся вирусы — ультрамикробы или химические вещества, регенерирующие в процессе своего воздействия на живую клетку? Как известно, основными фактами, говорящими против живой природы фильтрующихся вирусов, является их ничтожная величина, измеряемая миллимикронами, неспособность к автономному размножению их на искусственных средах, получение растворов, содержащих вирусы и не дающих белковых реакций, и, наконец, устойчивость к бактерицидным агентам, убивающим всех микробов.

Однако эти аргументы неравноценны в отношении различных фильтрующихся вирусов. Группа фильтрующихся вирусов не однородна.

Она включает в себя агенты, в некоторых случаях очень далекие по своим биологическим свойствам. Не исключена возможность, что и их природа может оказаться различной.

Группу фильтрующихся вирусов можно разделить на две очень большие подгруппы: с одной стороны, термолабильных вирусов и, с другой стороны, — термостабильных вирусов.

К числу термолабильных вирусов, разрушающихся при температуре около 55°, относятся почти все вирусы животных и человека; к термостабильным вирусам — бактериофаги и фильтрующиеся вирусы растений.

Среди термолабильных вирусов можно выделить вполне определенную группу, представленную элементарными тельцами; о ней будет речь в докладе Е. И. Туревича. Я укажу только, что назрела необходимость объединения этой группы, и правильнее всего было бы назвать ее именем Борреля, впервые описавшего элементарные тельца. Вряд ли можно сомневаться в настоящее время в живой природе фильтрующихся вирусов, представленных элементарными тельцами. Почти ни один из вышеуказанных аргументов не может быть приложен к этой группе. Элементарные тельца по своей морфологии, величине, химическому составу, размножению в тканях представляют собой несомненных ультрамикробов. Правда, они не получены в чистой культуре на искусственной питательной среде, но ведь далеко не все заведомо живые микробы получены в культурах. Культур некоторых спирохет и плазмодиев мы до сих пор не имеем. Таким образом, отсутствие культур элементарных телец на искусственных средах не говорит против их живой природы. Они являются несомненными ультрамикробами, и их изучение может быть выделено в самостоятельную главу вирусологии. С другой стороны, отнюдь нельзя считать доказанным, что эти вирусы всегда существуют только в виде элементарных телец. Не исключена возможность, что они могут быть представлены и в виде необнаруживаемых глазом образований.

Очень тесная общность биологических свойств ультрамикробов с другими термолабильными вирусами заставляет думать о живой природе и этих последних. Несколько иначе обстоит дело с вирусами термостабильными, с вирусами растений и бактериофагами. Нет бесспорных доказательств их живой природы, а работы самого последнего времени прибавляют некоторые интересные факты к вышеизложенной аргументации за их мертвую природу.

Эти работы идут по двум противоположным направлениям. Одни исследователи доказывают небелковую природу этих вирусов. Таковы, например, исследования ле-Мара и Мейера, подтверждающие сообщение Кабешима о растворимости бактериофага в эфире. Эти же исследователи получили регенерацию автоклавированного бактериофага после воздействия на него перекисью водорода.



С другой стороны, Стенлей представил убедительные данные, что другой вирус этой же группы — мозаичный — представляет собой кристаллический глобулин. Осаждая глобулин из мозаичного сока и повторно его перекристаллизовывая, он получил кристаллы белка, дающие все реакции мозаичного вируса. Эти работы заслуживают внимания, хотя они и несвободны от методически спорных экспериментов.

Но если, таким образом, живая природа термостабильных вирусов не может быть в настоящее время доказана, их антигенная автономность от клетки, в которой они размножаются, является бесспорным фактом. Это доказано для вирусов растений и животных многочисленными фактами антигенного тождества различных штаммов одних и тех же вирусов, развивающихся в совершенно различных клетках разных животных и растений. Где бы ни развивался вирус оспы — в клетках кролика, телянка, человека, — противооспенная сыворотка будет его нейтрализовать независимо от того, в какой клетке он развивается. С другой стороны, один и тот же вирус, например, вирус ящура, сохраняет антигенные различия своих вариантов, размножаясь в одинаковых клетках одного и того же вида животных. Доказательства антигенной автономности бактериофага представлены Барнетом. Все эти факты, мне кажется, исключают возможность интрацеллюлярного происхождения и термостабильных вирусов. Они являются автономными от клетки, экзогенными по отношению к ней агентами.

Я не буду останавливать ваше внимание на вопросах культивирования фильтрующихся вирусов в тканях и в симбиозе с другими микробами. Этим проблемам посвящены специальные заседания конференции. Но я хочу только отметить, что задачей сегодняшнего дня в этой области не является получение культур соответствующих вирусов в тканях и повторение заграничных работ. Вопрос в этой плоскости можно считать безусловно разрешенным. Многие, вероятно большинство, фильтрующихся вирусов, размножаются в культивируемых в пробирке тканях. Задача сейчас не в этом. Задача заключается в том, чтобы практически использовать уже полученные результаты. Доклады Барга и Кадлец частично отвечают этой задаче. Но необходимо работать и над изучением тех факторов, благодаря которым вирус размножается именно в живой клетке; это позволит подойти к разработке методов культивирования вирусов на искусственных питательных средах.

Разрешите мне не задерживать вашего внимания на вопросах, связанных с ролью вирусов в формообразовании. Доклады Дончо, Костова и Рыжкова осветят их в нужном объеме. Это чрезвычайно интересные вопросы.

Последний вопрос, на который мне хотелось бы обратить ваше внимание, — это вопрос о непатогенных фильтрующихся вирусах. В



настоящее время их описано немного — около десяти. Но вряд ли можно сомневаться в том, что их существует в природе великое множество, как и непатогенных бактерий. Бернаром недавно представлены данные, из коих следует, что некоторые непатогенные фильтрующие вирусы могут размножаться на искусственных питательных средах в форме элементарных тельц. Бернар заснял эти тельца в ультрафиолетовом свете и представил довольно убедительные эксперименты, доказывающие возможность их размножения на искусственных питательных средах. Хотя для окончательного заключения необходимы поверочные исследования, все же нужно сказать, что не исключена возможность того, что непатогенные элементарные тельца будут размножаться на искусственной питательной среде подобно тому, как на искусственной питательной среде размножаются непатогенные риккетсии. Непатогенные фильтрующие вирусы продолжают оставаться загадкой, над которой стоит работать. Мы ничего не знаем об их роли в природе, и уже по одному этому их нужно изучать.

Изучение фильтрующихся вирусов сделало за последние годы громадные успехи; в ряде труднейших проблем, годами остававшихся без всякого движения, произошли решительные сдвиги. К сожалению, мы отстаем от этого бурного роста, и работа по фильтрующимся вирусам совершенно недостаточно развернута в нашей стране. Настоятельной задачей, которая прежде всего должна быть учтена настоящей конференцией, является необходимость ликвидации этого отставания и широкого развертывания у нас изучения фильтрующихся вирусов. Необходимо учесть, что изучение фильтрующихся вирусов стоит дорого, что нужны будут довольно большие вложения в это дело. Но вряд ли можно сомневаться в том, что они окупятся в ближайшее же время. Поскольку изучение фильтрующихся вирусов требует очень дорогой и специальной аппаратуры, поскольку кадры специалистов у нас очень немногочисленны, мне представляется наиболее целесообразной организация изучения фильтрующихся вирусов в нашей стране по следующей схеме. Академия Наук может быть центром теоретической работы в этой области, изучая главным образом биологию фильтрующихся вирусов. Для этой цели она должна иметь комплекс лабораторий, включая микробиологическую, вирусную, биохимическую и гистопатологическую, и соответствующее оборудование. Вместе с тем Наркомздрав, Наркомзем в лице Ветеринарного управления, и Академия сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина должны создать вирусные лаборатории, посвященные специальному изучению вирусов человека, животных и растений. Это разделение не должно носить формальный характер, ибо в целом ряде случаев является вполне целесообразным параллельное изучение как вирусов животных, так и вирусов человека. Ведомственные центры также должны включать в себе вышеуказанный комплекс лабораторий.

Должна быть усилена также вирусная работа в институтах микробиологии и ветеринарных институтах.

Серьезное внимание необходимо обратить на подготовку кадров. Мы чрезвычайно бедны в этом отношении. Необходимо просить Наркомздрав организовать через Центральный институт усовершенствования врачей достаточно длительные курсы для специалистов вирусного дела, которые наряду с общей теоретической подготовкой в этой области — общей для вирусников всех специальностей — дали бы и специальную подготовку в отдельных отраслях вирусного дела. Необходимо послать за границу в вирусные институты наших специалистов для ознакомления с методами изучения фильтрующихся вирусов.

Все эти мероприятия являются совершенно необходимыми для широкого развертывания изучения фильтрующихся вирусов в нашей стране. Позвольте надеяться, что настоящая конференция явится переломным пунктом в этом отношении и что изучение фильтрующихся вирусов будет поставлено на службу социалистическому прогрессу нашей великой родины.

## Z. A. ZILBER. THE FILTERABLE VIRUSES IN MAN AND IN ANIMALS

### SUMMARY

According to League of Nations statistics, between 1929 and 1934 in France, Italy, America and the Soviet Union 25 142 650 persons were affected with diseases arising from the virus infections — grippe, measles, poliomyelitis and smallpox — while 4 072 446 suffered from diseases caused by bacterial infections — typhoid, dysentery, diphtheria, whooping cough. Even if we were to leave grippe out of consideration, we should still have an enormous preponderance of the virus diseases over the bacterial ones.

The virus diseases prevail in the pathology of man and animals. The filterable viruses are responsible for the majority of diseases in veterinary practice.

Plants suffer to a very great extent from the filterable viruses. Grains, vegetables, technical crops and fruit trees are all affected by virus diseases — sometimes to the extent of 50% of the crop.

It is necessary to note the great attainments in the investigation of infections of unknown etiology. The etiology of grippe was uncertain for nearly half a century, but at the present time it can be considered as almost solved. The investigations carried out by the English scientists Smith, Andrews, Landlow, and confirmed by Francis and Magill, demonstrate — that the grippe virus creates an immunity against a repeated infection, that it is neutralized by the blood serum of

persons who have gone through a grippe attack, and that by immunizing the horse to this virus, highly active serum can be obtained which neutralizes the virus of grippe.

This investigation was also confirmed by the work of Shope in the etiology of swine influenza, which was in turn confirmed by Kobe and in this country by Agapov.

Along with clearing up the etiology of grippe in man and pigs, that of epidemic bronchitis in horses, a severe and very infectious disease resulting in a mortality of almost 100%, was revealed by Waldmann, Kobe and Pape in 1934. Here, too, a filterable virus, to which hogs and, in a certain percentage, cattle are also susceptible, was found to be the active agent.

The final elucidation of the etiology of epidemic parotitis must also be noted.

Decisive advances have taken place in the investigation of that very serious disease of childhood, scarlet fever. The Japanese investigators Imamura, Ono, Endo and Kowamura adopted a new method in the study of the etiology of scarlet fever, that of passing the blood of scarlet fever patients through the testicles of rabbits.

The virus so obtained, which the authors call virus S is, in their opinion, the virus of scarlet fever.

Similar investigations carried on by other Japanese scientists — Tanigushi, Hosokawa, Kuga and Terada — on the virus of measles have given still more convincing results. It appears that by passing the blood of measles patients through the testicles of rabbits, a virus is isolated which gives an orchitis, the identity of this virus with that of measles being demonstrated by the fact that human beings can be infected by it and manifest undoubted symptoms of measles. The authors propose the utilization of the measles virus obtained in this way for active immunization against this disease.

It is necessary also to dwell on the successes in the investigation of the etiology of certain malignant tumours. Shope, studying the benign papilloma of wild rabbits, showed that this tumour can be transferred by filtrates from one animal to another.

Benign when inoculated in the skin, this tumour became malignant when inoculated in the organs. Here, too, just as in the experiments with cutaneous inoculation, the tumour developing in wild rabbits was transferred by filtrates, while the tumour that developed in domestic rabbits could not be transferred by filtrates, no matter what its degree of malignancy.

These experiments, confirmed later by Bird, establish two basically important facts: 1) that one and the same tumour can possess the property of being transferred by filtrates or be deprived of this property independently of its causative factor and depending on the organism in



which it grows; and 2) that one and the same causative factor may produce either a benign or a malignant tumour, depending on the tissue in which it develops.

Recent investigations have revealed a method by which it is possible to inactivate a virus and yet preserve its immunogenic properties. The method consists in the inactivation of the virus by the photodynamic action of dyes under conditions of irradiation by rays of long wave-length. Successful investigations have been carried on in this line by Perdrau and Todd with the virus of dog distemper and by Holloway with the virus of rabies, and were extended in the Metchnikoff Institute in Moscow to include a number of other viruses.

No substantial beginning has been made as yet in the chemotherapy of the virus diseases. But the future lies with such a study. Especially now, when chemotherapy has to its credit such great attainments as the discovery of prontosil, a preparation active with respect to bacterial infection; the investigation of the chemiotherapeutic possibilities in the treatment of virus infections is an urgent need.

The problem of the nature of viruses continues to attract the attention of investigators. What are the filterable viruses—ultramicrobes or chemical substances regenerating during the process of their reaction on living tissues? As is well known, the principal facts that argue against the living nature of the filterable viruses are their infinitesimal size—measured in millimicrons,—the impossibility of cultivating them on artificial media, the fact that suspensions of the viruses have been obtained which give no protein reactions, and, finally, their resistance to bactericidal agents that kill all microbes.

However, these arguments are not of equal value with respect to different filterable viruses.

The filtrable viruses may be divided into two very large subgroups: on the one hand, thermolabile viruses and, on the other, thermostable viruses. All the viruses of man and animals belong to the thermolabile viruses: they are destroyed at a temperature of about 55°. To the thermostable viruses belong the filterable viruses of plants and the bacteriophages.

Among the thermolabile viruses, a quite definite group is represented by the elementary bodies.

The ultramicrobes have so many biological properties in common with the thermolabile viruses, that we are compelled to believe in the living nature of the latter. It is somewhat otherwise with the thermostable viruses—the bacteriophages and the viruses of plants. There are no certain proofs of their living nature, while the most recent works add some interesting facts to the arguments set forth above for their lifeless character.

The task of the present day is not one of obtaining cultures of the



various viruses in the tissues. This problem may be considered as solved. The task is to put into practice the results that have been already obtained. We must work along the line of investigating those factors to which the reproduction of viruses in the tissues is due. This will enable the science to work out methods for cultivating viruses in artificial media.

---

---

**Замеченные опечатки в № 1 Биологической серии „Известий ОМЕН“.**

В статье А. А. Образцовой на стр. 263, 264, 265, 271, 272 и 275 во всех случаях, где встречаются *Bact. mycoide*, *Bact. mesentericus*, *Bact. Subtili*, *Bact. megatherium* и *Bact. ferminalis*, следует читать: *Bac. myco des*, *Bac. mesentericus*, *Bac. Subtilis*, *Bac. megatherium* и *Bac. ferminalis*. На стр. 275 вместо *mycobacteria* надо читать *mycobacteria*.

---

## Оглавление

	Стр.
Л. А. Орбели. Научное творчество И. П. Павлова . . . . .	299
Постановление СНК Союза ССР о по- рядке присуждения гос. премии им. ак д. И. П. Павлова . . . . .	313
С. Боголюбский. Проблемы эволюци- онной морфологии домашних живот- ных . . . . .	317
Н. Н. Колесник. Происхождение и гео- графическое распространение круп- ного рогатого скота . . . . .	375
Б. Ф. Румянцев. О происхождении домашней лошади . . . . .	415
Х. Ф. Кушнер. Селекционное значение живого веса телат при рождении и факторы, его обуславливающие . . . . .	449
И. И. Соколовская. Предипитиновая реакция в гибридизации . . . . .	465
А. А. Данилов. К вопросу об опреде- лении норм солевых дач животным . . . . .	491
А. Я. Тугаринов. К вопросу о форми- ровании островных фаун . . . . .	501
Б. К. Штегман. О принципах зоогео- графического деления палеарктики на основе изучения типов орнито- фауны . . . . .	523
Е. Гурьянова. К зоогеографии Кар- ского моря . . . . .	565
М. М. Иванова-Берг. Наблюдения над весенним ходом и нерестом нев- ской миноги . . . . .	599
М. М. Соловьев. К вопросу о причи- нах гаффской болезни . . . . .	605
Л. А. Зильбер. Фильтрующиеся виру- сы человека и животных . . . . .	609

## Sommaire

	Pag.
*L. A. Orbe'i. Oeuvre scientifique de I. P. Pavlov . . . . .	299
*Décision du Conseil des Commissaires du Peuple de l'URSS réglant le décernement du prix d'état au nom de Pavlov . . . . .	313
*S. Bogoliubskij. Problèmes de Evolutio- nary Morphology in the Evolution of the Domestic Animals . . . . .	371
N. N. Kolesnik. The Origin and the Geo- graphical Distribution of Cattle . . . . .	412
*B. F. Rumjancev. Origin of the Domes- tic Horse . . . . .	444
*H. F. Kushner. Selectional Significance of Live Weight of Calves at Birth and Factors Conditioning It . . . . .	463
*I. I. Sokolovskaia. Precipitation Reaction and Hybridization . . . . .	488
*A. A. Danilov. On Fixing Salt Ration Norms for Animals . . . . .	499
*A. J. Tugarinov. Zur Frage der Bildung der Inselfauna . . . . .	521
*B. K. Ssegman. Über das Prinzip der Zoogeographischen Einteilung des pa- läarktischen Gebietes unter Zugrunde- legung ornithologischer Faunentypen . . . . .	560
*E. Gurjanova. The Zoogeography of Kara Sea . . . . .	595
*M. M. Ivanova-Berg. Spring Migration and Spawning of the Neva Lamprey . . . . .	604
*M. M. Solov'ev. On the Problem of the Causes of the "Haff Disease" . . . . .	607
*L. A. Zilber. The Filterable Viruses in Man and in Animals . . . . .	620

Заглавие, отмеченное звездочкой, является переводом заглавия оригинала.  
Le titre marqué d'un astérisque est une traduction du titre original.

Техредактор Е. Шнобель

Сдано в набор 26/V 1936 г.

Подписано к печати 25/IX 1936 г.

201 $\frac{1}{2}$  печ. л. Формат 72×110 см.

45 760 зн. в печ. л. Уполн. Главлита В-46792

Тираж 2.300 экз.

Заказ № 2409.

АНИ № 326